



Etude de la variabilité ontogénique du profil ligneux chez quelques espèces forestières tropicales de Guyane française

Romain Lehnebach

► To cite this version:

Romain Lehnebach. Etude de la variabilité ontogénique du profil ligneux chez quelques espèces forestières tropicales de Guyane française. Biodiversité et Ecologie. Université de Montpellier, 2015. Français. NNT: . tel-01306246

HAL Id: tel-01306246

<https://theses.hal.science/tel-01306246>

Submitted on 22 Apr 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'**Université de Montpellier**

Préparée au sein de l'école doctorale GAIA
Et des unités de recherche AMAP et EcoFoG

Spécialité : **Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques,
Paléobiologie**

Présentée par Romain LEHNEBACH

**Etude de la variabilité ontogénique du
profil ligneux chez quelques espèces
forestières tropicales de Guyane française**

Soutenue le 11 Décembre 2015 devant le jury composé de

M. Christian JAY-ALLEMAND, Professeur, Université de Montpellier, France.	Président du Jury
M. Hans BEECKMAN, Professeur, Museum Royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique.	Rapporteur
Mme. Meriem FOURNIER, Professeur à AgroParisTech, Nancy, France.	Rapporteur
M. Eric NICOLINI, Chercheur-Ingénieur, HDR, CIRAD, Guyane française.	Directeur de thèse
M. Jacques BEAUCHÊNE, Chargé de recherche, CIRAD, Guyane française.	Invité
Mme. Nadine Amusant, Chargé de recherche, CIRAD, Guyane française.	Invité
M. Bernard THIBAUD, Directeur de recherche émérite, Université de Montpellier, France.	Invité



Université de Montpellier

Ecole Doctorale GAIA

Spécialité Ecologie, Evolution, Ressources Génétiques, Paléontologie

*Etude de la variabilité ontogénique du profil ligneux chez quelques espèces
forestières tropicales de Guyane Française*

Thèse présentée pour l'obtention du grade de Docteur en Sciences

Par Romain LEHNEBACH

Soutenue le 11 Décembre 2015

Devant le jury composé de :

M. Christian Jay-Allemand, Professeur, Université de Montpellier, France – *Président du jury.*

M. Hans Beeckman, Professeur, Museum Royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique – *Rapporteur.*

Mme. Meriem Fournier, Professeur, AgroParisTech, Centre de Nancy, France – *Rapporteur.*

M. Eric Nicolini, Chercheur-Ingénieur, HDR, CIRAD, Guyane française – *Directeur de thèse.*

M. Jacques Beauchêne, Chargé de recherche CIRAD, Guyane française – *Co-encadrant de thèse, Invité.*

Mme. Nadine Amusant, Chargé de recherche CIRAD, Guyane française – *Co-encadrant de thèse, Invité.*

M. Bernard Thibaud, Directeur de recherche émérite, Université de Montpellier, France – *Invité.*

Cette thèse a été financée par un contrat doctoral CIRAD et s'est déroulée au sein de l'UMR AMAP (botAnique et Modélisation de l'Architecture des Plantes et des végétations) et du Laboratoire des Sciences du Bois de Kourou (CIRAD) membre de l'UMR EcoFoG (Ecologie des Forêts de Guyane).

UMR AMAP CIRAD
TA A51/PS2
34398 Montpellier cedex 5.

UMR AMAP CIRAD
BP701
97310 Kourou, Guyane française.

Laboratoire des Sciences du Bois de Guyane CIRAD – UMR EcoFoG
Avenue du Port de Pariacabo,
97310 Kourou, Guyane Française.

Remerciements

Il paraît difficile de remercier de manière exhaustive toutes les personnes qui m'ont soutenu et suivi depuis tant d'années. Et oui, même si une thèse de Doctorat est le fruit de 3 années d'apprentissage de la recherche, elle représente également l'aboutissement d'un cursus universitaire et de la vie quotidienne qui lui incombe.

Je remercie tout d'abord Eric, Jacques et Nadine, mes encadrants, pour la qualité de leur supervision et leur bonne humeur. Je vous remercie également pour la confiance que vous m'avez accordée pendant ces 3 années passées à vos côtés, à une prochaine fois sans doutes !

Un grand merci également à tout les membres du laboratoire des sciences du bois de Kourou, Bruno, Dr. Momorel, Pat', Barrrbarrrra, Clémence, Koese et à tous ceux de passage pour leur contribution à l'ambiance singulière de ce laboratoire. Un grand merci à l'équipe des Forestiers du Cirad, avec une mention spéciale pour Misters Onoefé et Martinus, sans vous et le reste de l'équipe, tous ces travaux relèveraient de l'impossible. Je voudrais aussi remercier la délégation régionale du Cirad et les membres de l'umr EcoFoG de m'avoir adopté pendant ces 3 ans. Un grand merci à tous les thésards, techniciens, stagiaires et visiteurs de passage pour l'animation intra-campus : Leelou Gourdain comme 'pain', Elonndie, Berthe, Jean bon, JM, Dr. Neuneu, Pierre, Mélaïne, Biloute, Olivéouch, Le Trapache et tous les autres que j'oublie. Je n'oublie pas les extérieurs du campus, qui ont participé à la bonne humeur de la vie Guyanaise : Vava, ChriChri dit 'Trutru', Dario, Elo 'Holooo', Aurélie, Laëti, Jerry, Charly, Bastos, Alice, Fifi, Mc BAP, Rémi, Gaspi, Béton et (un peu !) Ponpon ... !

Je remercie également les personnes qui m'ont aidé et accordé confiance à la fac comme à l'umr AMAP : Christine, Yves, Jean-Fréd, Sandrine, Claude, François, Yannick, Georges, Nick, Juliana, Mickaël.

Un BIG UP à tous les ex-neo-jeunes gens d'AMAP et associés pour les rires partagés, la considération accordée, et les amitiés créées : Mathieu, Le bon Sancho, Karléneuh, Pierro, Dr. Charles, Raphaël, Jimmy Le 'Razel' Bec, 'Faster' Bazoul, Pol, Mickey, Pap's, Clémentine (sans oublier CaféMan).

Je remercie mes Amis de m'avoir permis de trouver le juste milieu parfait entre étude et vie sociale, ces années au « 12 » furent magiques ! Merci d'avoir toujours été là, d'avoir traversé l'océan et d'avoir déroulé le tapis rouge à chacun de mes retours dans l'hexagone. Vous étiez là avant et pendant, vous le serez évidemment après ! Merci Loule, Paco, Pierro & Yoko, Maréchal Pignou, Nicox, Tonton H, Virna, Sergent Boular, Alcyone, LouisGi (et son fixi !), Simon (t'es marron !) et Pita. Un immense merci à toute ma famille. Merci Hélène pour ta bienveillance, ton souci exacerbé, ton soutien et ton amour. Merci à ma grande Famille, il y a un petit peu de vous dans toutes ces pages ...

Je finirais par remercier Juju, la personne qui occupe la place privilégiée de petite amie, collègue, binôme, complice, amie ... sans qui tout aurait été différent !

Un grand MERCI à tous.

Table des matières

Remerciements	3
Table des matières.....	4
Index des figures	7
Index des tables	9
Introduction générale.....	12
I. La nature du bois et son origine	12
II. Le bois et l'apparition de la forme arborée.....	12
III. Les fonctions du bois	13
IV. L'anisotropie du bois	14
V. La structure de la paroi des cellules du bois.....	15
VI. Les traits et les propriétés du bois : une diversité de types, d'échelles et de fonctions	16
VII. Le profil ligneux.....	18
VIII. La duraminisation : changement secondaire 'majeur' du bois.....	20
1. Le processus de duraminisation	20
2. Les fonctions de la duraminisation et du duramen dans l'arbre	21
3. Les stratégies de duraminisation.....	22
4. Terminologie	23
IX. Enjeux autour de la variabilité du profil ligneux en Guyane Française	23
X. L'approche de cette thèse : de l'individu au statut écologique de l'espèce	24
Chapitre I : Le développement architectural et la duraminisation : le cas de l'Angélique de Guyane	27
I. Article : "Heartwood/sapwood profile, growth and crown structure on the course of ontogeny in natural forest: the case study of a tropical tree (<i>Dicorynia guianensis</i> Amsh., Fabaceae)"	28
CHAPITRE II : Le développement architectural et la qualité du bois : le cas de l'Angélique de Guyane	59
I. Introduction	59
II. Matériels et Méthodes	60
1. Sélection et description des arbres	60
2. Sélection des rondelles de bois et de la bille	60
3. Photographies des rondelles de bois.....	61
4. Débit des éprouvettes	61
5. Mesures.....	62
6. Analyse des variations de l'ID	67

7.	Analyse des variations du retrait, du module spécifique et de la durabilité naturelle	69
III.	Résultats.....	69
1.	Les individus échantillonnés.....	69
2.	La physionomie de la section de l'Angélique.....	70
3.	Infradensité (ID).....	71
4.	Retrait dimensionnel du bois.....	79
5.	Durabilité naturelle	88
6.	Corrélation entre les propriétés mesurées	90
IV.	Discussion	93
1.	La variation ontogénique de l'infradensité dans les différentes dimensions de l'arbre.....	93
2.	Le retrait dimensionnel du bois au séchage.....	97
V.	Conclusion.....	101
Chapitre III : La variabilité inter et intra-spécifique du profil ligneux : le cas des Légumineuses de Guyane.....		102
I.	Introduction	103
II.	Matériels et Méthodes	105
1.	Sélection des arbres et abattage	105
2.	Description des arbres.....	105
3.	Sélection des rondelles et d'un billon de bois.....	105
4.	Découpe des éprouvettes	105
5.	Mesures.....	106
6.	Effet des extractibles sur l'Infradensité	109
7.	Positionnement des espèces sur le continuum héliophile-sciaphile.....	113
III.	Résultats.....	114
1.	Infradensité	114
2.	Variations dID et répartition sur le gradient héliophile-sciaphile	135
3.	Variation intra- et inter-spécifique du module spécifique (E/ρ)	136
4.	Variation du module d'élasticité spécifique (E/ρ) le long du rayon.....	136
5.	Lien entre module d'élasticité spécifique (E/ρ) et héliophilie	138
6.	Durabilité.....	139
7.	Corrélation entre les traits étudiés.....	141
IV.	Discussion.....	143
8.	Les gradients de densité dans l'arbre et le lien avec le tempérament de l'espèce	143
9.	La croissance de l'arbre en forêt tropicale humide : atteindre des contraintes communes au travers de contraintes diverses.....	152
10.	Sur la variabilité et la diversité de la durabilité naturelle du bois.....	154

Conclusion générale & Perspectives	155
ANNEXES.....	160
I. Annexe 1 : Principales essences exploitées en Guyane sur la période 2010-2014 (ONF).....	160
II. Annexe 2 : Profils radiaux d'infradensité et de proportions de biomasse, d'eau et de matière ligneuse chez l'Angélique.....	161
III. Annexe 3 : Etude de la variation du module d'élasticité spécifique chez l'Angélique.....	173
IV. Annexe 4 : Profils radiaux d'infradensité et de proportions de biomasse, d'eau et de matière ligneuse chez les Légumineuses échantillonnées.	175
V. Annexe 5 : Variations verticales et analyses de variance de l'infradensité chez les Légumineuses échantillonnées. Chaque couleur représente une hauteur de coupe.	216
VI. Annexe 6 : Résultats des ajustements des modèles linéaires mixtes chez les essences à duramen clair et les essences pour lesquelles le taux d'extrait est inconnu.	231
VII. Annexe 7 : Résultats des ajustements par modèles linéaires mixtes chez les essences représentées par un seul individu.	234
VIII. Annexe 8 : Ajustement des modèles linéaires à effet mixtes chez les Légumineuses présentant un duramen non coloré ou pour lesquelles la quantité d'extractibles est connue.	235
IX. Annexe 9 : Etude de l'amortissement chez les Légumineuses.....	243
Variation intra et interspécifique de l'amortissement ($\tan\delta$)	243
Amortissement ($\tan\delta$) et type de bois.....	243
Effet de la duraminisation sur la relation entre $\tan\delta$ et E/ρ	244
Effet de l'espèce, de l'individu et du type de bois sur l'amortissement ($\tan\delta$) à l'échelle spécifique ou générique	245
X. Annexe 10 : Les profils radiaux d'amortissement ($\tan\delta$) (noir), de module d'élasticité (rouge) spécifique et de densité à 12 % (bleu) des Légumineuses échantillonnées.....	248
XI. Annexe 11 : Cinétique de la dégradation du bois en fonction de l'espèce et du type de bois :	255
XII. Annexe 12 : Expérience d'étêtage de 4 Angéliques	257
Bibliographie	261

Index des figures

Figure 1 : Les premiers arbres et les premières forêts.....	13
Figure 2 : L'anatomie des plans ligneux chez quelques Fabaceae.....	14
Figure 3 : La structure tridimensionnelle du bois d'après Guinochet (1965).....	14
Figure 4 : Définitions des plans ligneux.....	15
Figure 5 : La structure de la paroi secondaire (Déjardin <i>et al.</i> , 2010).....	16
Figure 6 : Schéma des raisons hypothétiques quant à l'occurrence des changements de propriétés le long du rayon.....	19
Figure 7 : L'excentricité du duramen suit l'excentricité de la section.....	20
Figure 8 : Schéma fonctionnel de l'hypothèse hormonale de Bamber (1976).....	21
Figure 9 : Proportion des récoltes des 8 essences les plus récoltées pendant les 20 dernières années (Bonjour, 2015).	25
Figure 10 : Organigramme du débit des éprouvettes.....	61
Figure 11 : Débit des éprouvettes d'ID et pesée de la masse verte.....	62
Figure 12 : Pesée de la masse immergée saturée.....	63
Figure 13 : Les plans d'une éprouvette de bois.....	65
Figure 14 : Mesure des dimensions des éprouvettes de retrait.....	65
Figure 15 : Mesure du Module d'élasticité par la méthode BING.....	66
Figure 16 : Mesure de la durabilité par la méthode NIRS.....	67
Figure 17 : Résultats des mesures dendrologiques sur les Angéliques échantillonnées.....	70
Figure 18 : La physionomie de la section de bois chez l'Angélique.....	71
Figure 19 : Variations inter-individuelles de l'ID.....	72
Figure 20 : Variations verticales de l'ID au sein de chaque arbre.....	74
Figure 21 : Profils radiaux d'infradensité des rondelles basses de chaque arbre.....	75
Figure 22 : Profils radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (ID) (gris) des petits arbres.....	77
Figure 23 : Profil radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (ID) (gris) des gros arbres.....	78
Figure 24 : Variance de l'infradensité expliquée par l'individu, la hauteur et le rayon de mesure.....	79
Figure 25 : Variations des différents retraits mesurés et de l'anisotropie en fonction du type de bois.....	80
Figure 26 : Cinétique des retraits tangentiels (R_{tan}), radiaux (R_{rad}) et surfaciques (R_{RT}) au cours du séchage.....	81
Figure 27 : Variations inter-individuelle du coefficient d'anisotropie du retrait dans le duramen.....	83
Figure 28 : Le retrait radial (R_{rad}) et tangentiel (R_{tan}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.....	84
Figure 29 : Le retrait surfacique (R_{RT}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.....	85
Figure 30 : Variations inter-individuelles du retrait en fonction des différents types de bois.....	87
Figure 31 : Variations de la perte de masse en fonction du type de bois.....	88
Figure 32 : Le profil radial de perte de masse.....	89
Figure 33 : Variations inter-individuelles de la perte de masse (%) du duramen.....	90
Figure 34 : Lien potentiel entre conditions de croissance et type de profil radial d'ID chez l'Angélique.....	94

Figure 35 : Représentation de l'infradensité dans le tronc d'un arbre prélevé avec le logiciel Xplo (Griffon & de Coligny, 2014).	96
Figure 36 : Surface transversale de 3 éprouvettes de retrait.	99
Figure 37 : Hystérèse du retrait au séchage.	100
Figure 38 : Débit des éprouvettes d'essais mécaniques et de durabilité naturelle.	106
Figure 39 : Le dispositif Vibris.	107
Figure 40 : Préparation de la terre des essais de durabilité.	108
Figure 41 : Disposition des éprouvettes dans le bac.	109
Figure 42 : Ordination des espèces étudiées sur la première composante d'une ACP incluant RGR95, DBHmax et MR.	114
Figure 43 : Variation d'infradensité chez les espèces échantillonnées.	114
Figure 44 : Infradensité du tronc et de la couronne toutes espèces confondues.	115
Figure 45 : Combinaison entre le gradient radial et le gradient vertical à cœur d>ID (en haut) et d>IDc (en bas).	120
Figure 46 : Vue générale et qualitative des profils radiaux d>ID.	122
Figure 47 : Les tendances générales de la variation verticale d>ID chez les espèces à duramen clair ou pour lesquelles, la quantité d'extraits est inconnue.	123
Figure 48 : Les tendances générales de la variation verticale d>ID et de l>IDc chez les espèces avec duramen coloré et pour lesquelles la quantité d'extraits est connue et issue de la bibliographie.	125
Figure 49 : Accroissement linéaire de l>ID chez <i>Inga stipularis</i> .	126
Figure 50 : Accroissement curvilinéaire linéaire convexe de l>ID chez <i>Parkia nitida</i> .	127
Figure 51 : Accroissement curvilinéaire linéaire concave de l>ID chez <i>Swartzia panacoco</i> .	127
Figure 52 : Comparaison des profils radiaux d>ID mesurée et d>ID corrigée.	128
Figure 53 : Positionnement des petits arbres peu ou pas duraminisés chez <i>Bocoa prouacensis</i> , <i>Zygia tetragona</i> et <i>Eperua grandilofra</i> .	129
Figure 54 : Variations radiales chez <i>Bocoa prouacensis</i> , <i>Zygia tetragona</i> et <i>Eperua grandiflora</i> .	130
Figure 55 : Modélisation de l>IDc chez <i>Dicorynia guianensis</i> , <i>Peltogyne venosa</i> et <i>Eperua falcata</i> .	132
Figure 56 : Partitionnement de la variance de l>ID chez les espèces échantillonnées.	134
Figure 57 : Partitionnement de la variance de l>ID à l'échelle interspécifique.	135
Figure 58 : Lien entre combinaisons de variations d>ID/type de profil et degré d'héliophilie.	135
Figure 59 : Variation du module d'élasticité spécifique (E/ρ) en fonction de l'espèce et de la position radiale.	136
Figure 60 : Variation radiale du module d'élasticité spécifique (E/ρ) à l'échelle spécifique.	137
Figure 61 : Régressions linéaires entre les variables liées à (E/ρ) et le degré d'héliophilie.	138
Figure 62 : Test de potentiels effets liés au bac de mesure sur la perte de masse des éprouvettes témoins.	139
Figure 63 : Perte de masse après 6 mois de dégradation.	139
Figure 64 : Les différents profils radiaux spécifiques d'infradensité observés à la base des arbres.	143
Figure 65 : Evolution du type de profil radial en fonction du degré d'héliophilie.	145
Figure 66 : Variations d'infradensité corrigée dans 3 dimensions de la plante :	147
Figure 67 : Estimation de la valeur ancestrale de densité chez les Légumineuses de Guyane.	149
Figure 68 : Analyse des Composantes Principales phylogénétique.	151
Figure 69 : Taux de croissance en fonction du diamètre de l'arbre chez des essences hémi-tolérantes et tolérantes.	157
Figure 70 : Schéma explicatif mettant en lien le continuum héliophile-sciaphile et les propriétés du bois discriminantes de la position de l'essence sur le continuum.	158

Index des tables

Table 1 : Du trait à la performance	17
Table 2 : Description des combinaisons d'humidité relative de l'air (HR) et de température (T) du milieu de stabilisation des éprouvettes en lien avec le taux d'humidité en équilibre du bois (HE).....	64
Table 3 : Caractéristiques des individus échantillonnés.	69
Table 4 : Variations radiales en fonction de la hauteur chez les arbres échantillonnés.	73
Table 5 : Résultats des modèles linéaires mixtes appliqués à l'ID et l'IDc.	77
Table 6 : Régression linéaire entre log(ID) et log(Distance radiale).	79
Table 7 : Résultats des modèles prédisant le retrait en fonction de l'humidité relative du bois (HE) au cours du séchage.....	82
Table 8 : Corrélation de Spearman entre le retrait tangentiel (R_{tan}) et radial (R_{rad}) pour chaque arbre.	83
Table 9 : Matrice des corrélations de Spearman des traits mesurés, prenant en compte séparément les éprouvettes de duramen, d'aubier coloré et d'aubier clair.	91
Table 10 : Corrélation de Spearman entre les traits du bois et les caractéristiques des arbres.	92
Table 11 : Taux d'extraits utilisés pour le calcul de l'infradensité corrigée (IDc).	110
Table 12 : Caractéristiques des jeunes individus récoltés de <i>Bocoe prouacensis</i> , <i>Zygia tetragona</i> et <i>Eperua grandiflora</i>	111
Table 13 : Liste des individus échantillonnés. Le tableau récapitule les données générales et les valeurs moyennes des propriétés mesurées.	112
Table 14 : ID moyenne de l'arbre, du tronc et de la couronne pour chaque individu échantillonné.	116
Table 15 : Le gradient radial d'ID et d'IDc des rondelles récoltée à la base du tronc.....	117
Table 16 : Le gradient vertical d'ID et d'IDc entre les rondelles récoltées à la base du tronc et sous la fourche.....	119
Table 17 : Modèles linéaires prédisant les variables liées à E/p en fonction du degré d'héliophilie avec et sans <i>Inga stipularis</i>	138
Table 18 : Perte de masse moyenne de l'aubier et du duramen et différences de perte de masse entre ces deux tissus.	140
Table 19 : Table des corrélations de Spearman des traits mesurés.	142

*A Hélène, Mireille, Suzette,
Michel, Pierre, Georges et Pita.*

*« Quand on plante un oignon sous un saule,
on n'obtient pas forcément un saule pleureur »*

François Cavanna

I. La nature du bois et son origine

Le bois est défini par l'IAWA (1964) (International Association of Wood Anatomist) comme l'«ensemble des tissus de soutien et de conduction de la sève brute dans les tiges et les racines ; caractérisé par la présence d'éléments conducteurs [...] désignant la masse des tissus résistants issus du fonctionnement du cambium et c'est une déviation abusive de sons sens correct que d'appliquer ce mot à la partie vasculaire des faisceaux conducteurs dans les tiges à structure primaire ». Le bois est donc une des organisations tissulaires de la plante, assurant diverses fonctions, et généré par un méristème secondaire : l'assise génératrice libéro-ligneuse, plus communément appelée 'cambium'. De par sa production, le cambium est l'acteur principal de l'épaississement des axes de la plante, qu'ils soient racinaires ou caulinaires. La production de bois est un caractère partagé par les Spermaphytes (i.e. plantes à graines). D'un point de vue taxonomique et évolutif, on retrouve le bois chez les Gymnospermes (e.g. les conifères) et les Angiospermes (e.g. toutes les plantes à fleurs). La structure du bois chez les angiospermes est dite 'dérivée' alors que chez les Gymnospermes elle présente des caractères plus 'ancestraux'.

II. Le bois et l'apparition de la forme arborée

L'apparition du bois au cours de l'évolution est intimement liée à l'apparition de la structure arborescente chez les plantes. *Archaeopteris* (genre fossile appartenant à l'ordre des Archeopteridales, diversifié à la fin du Dévonien (Figure 1) fut sans doute le premier « arbre moderne ». Sa modernité lui est attribuée par le cumul de 4 caractéristiques le rapprochant des arbres actuels : (1) un syndrome de ramification latérale pérenne, (2) la présence de primordia latents, et de (3) zones nodales comme sites de développement des organes latéraux, ainsi (4) qu'une stratégie anatomique ligneuse minimisant les stress mécaniques causés par la pérennité de la croissance des ramifications latérales (Figure 1) (Meyer-Berthaud *et al.*, 1999).

Archaeopteris est donc le genre fossile frère des Spermaphytes, avec qui il partage un cambium bifacial produisant un bois assurant à la fois la fonction hydraulique et la fonction mécanique (Figure 1). C'était une plante cosmopolite, pouvant résister au froid (Meyer-Berthaud *et al.*, 2010), et ayant une hauteur maximale estimée à 40 m (Meyer-Berthaud, 2000).

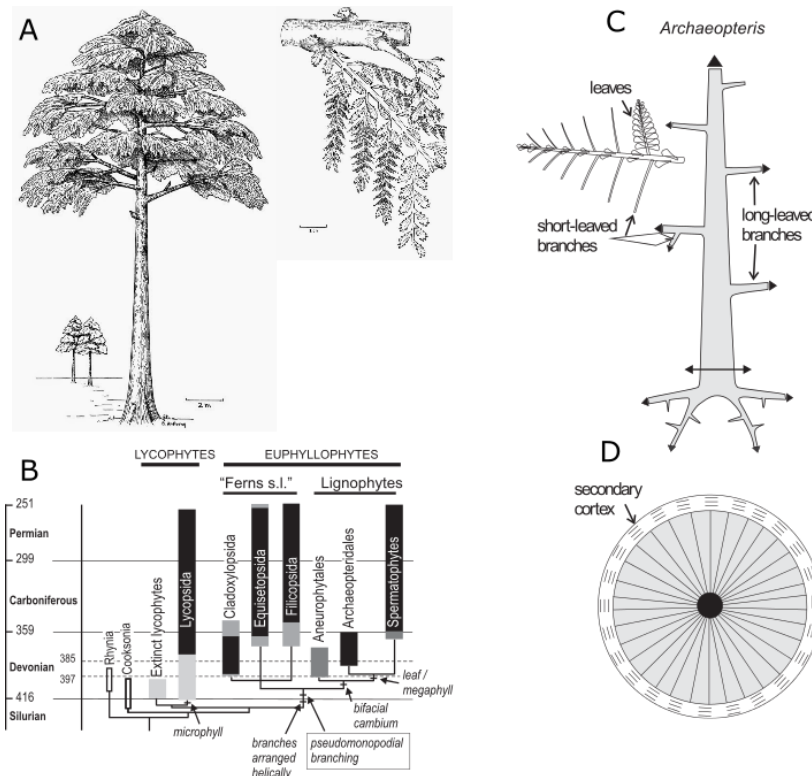


Figure 1 : Les premiers arbres et les premières forêts.

Morphologie générale d'*Archaeopteris* (A). Phylogénie simplifiée des plantes terrestres du Paléozoïque (adapté de Kenrick & Crane (1996) dans Meyer-Berthaud *et al.* (2010)) montrant l'apparition de la ramification chez les Euphyllophytes et l'apparition du cambium chez les lignophytes (B). Schéma de la structure d'*Archaeopteris* illustrant la différenciation d'axe à durée de vie longue, et courte, et la capacité de croissance en épaisseur (C). Schéma de la section transversale du tronc d'*Archaeopteris* illustrant la présence de tissus secondaires (trachéides en gris et cortex secondaire en blanc) (D).

III. Les fonctions du bois

Le bois est un tissu plurifonctionnel assurant (1) la conduction de la sève brute des racines vers les feuilles, (2) le soutien mécanique de la structure de la plante ainsi que (3) le stockage des réserves (i.e. amidon et graisse). Ces trois fonctions sont spécifiques de différents types cellulaires, la spécialisation des cellules étant plus prononcée chez les Angiospermes que chez les Gymnospermes. La conduction est assurée par les vaisseaux, alors que les fibres et les parenchymes assurent respectivement les fonctions de soutien mécanique et de mise en réserves de photosynthétats.

Les vaisseaux et fibres sont des types cellulaires qui perdent leurs contenus cytoplasmiques après maturation. Ces cellules sont mortes et donc incapables de se différencier. *A contrario*, les cellules de parenchymes sont vivantes. Alors que fibres et vaisseaux sont orientés longitudinalement (i.e. parallèle à l'axe de la tige), les parenchymes sont orientés dans le plan longitudinal et radial (i.e. perpendiculaire à l'axe de la tige). De par leurs directions, on distinguera deux types : le parenchyme axial (i.e. vertical ou longitudinal) et le parenchyme de rayon (i.e. transversal) qui permet le stockage et les échanges radiaux. La disposition du parenchyme axial est très variable et d'une assez bonne significativité taxonomique (Détienne *et al.*, 1982). Chez les Légumineuses par exemple, le parenchyme est dit 'circumvasculaire', de par sa disposition autour des vaisseaux, et forme également des bandes dites 'tangentiellles'

(i.e. parallèle au cerne de croissance) (Figure 2). Le parenchyme de rayon est également sujet à des variations du nombre et des types de cellules qui le composent. Les tissus longitudinaux et transversaux du bois sont interconnectés et forment un réseau tissulaire tridimensionnel complexe (Figure 3).

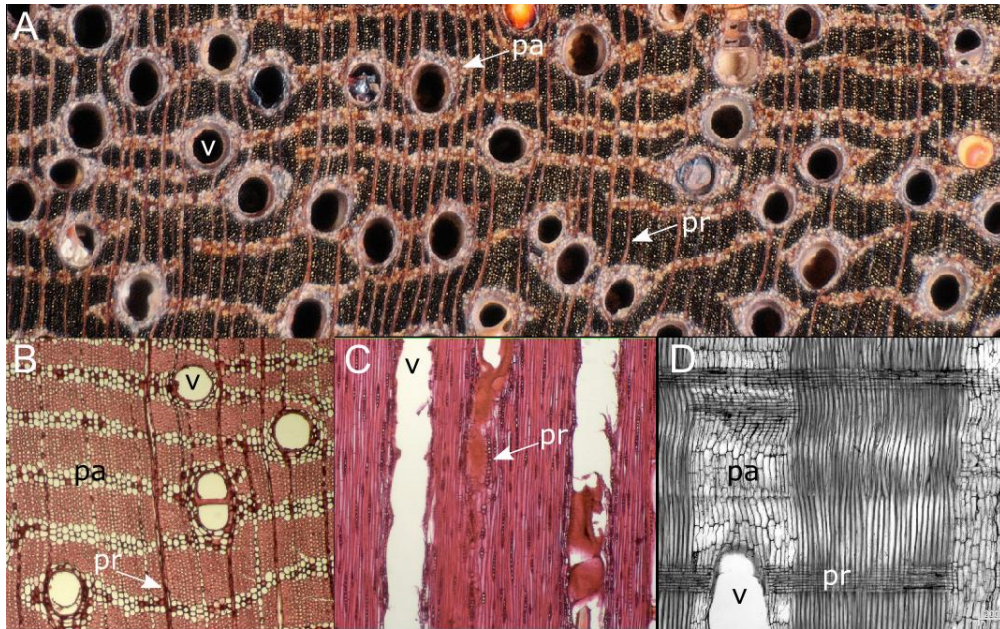


Figure 2 : L'anatomie des plans ligneux chez quelques Fabaceae.

Plan transversal chez *Dicorynia guianensis* (A et B). Plan longitudinal tangentiel chez *Inga sp.* (C) et longitudinal radial chez *Parkia bicolor* (D). pa et pr, parenchyme axial et parenchyme de rayon ; v, vaisseau. (Photos : Inside Wood, <http://insidewood.lib.ncsu.edu/>)

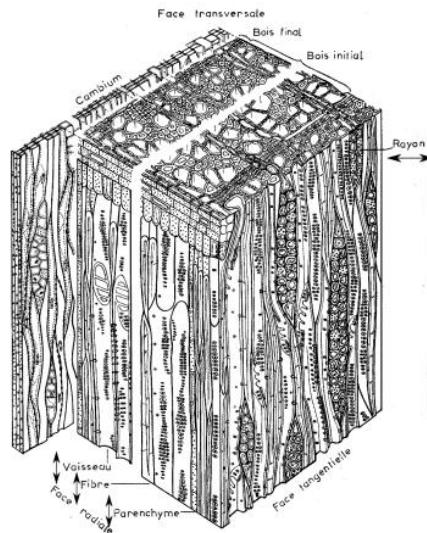


Figure 3 : La structure tridimensionnelle du bois d'après Guinochet (1965).

Les flèches indiquent l'orientation des types cellulaires.

IV. L'anisotropie du bois

L'hétérogénéité de sa structure fait du bois un matériau anisotrope. Toutefois, comme la majorité de ses cellules est allongée dans le sens de l'axe de l'arbre, le bois est parfois qualifié de matériau orthotrope. Sa structure et ses propriétés varient en fonction du plan ligneux considéré. On distingue 3 directions dans le bois :

- La direction axiale : dans l'axe des fibres et de la tige
- La direction radiale : perpendiculaire à l'axe de la tige passant par la moelle
- La direction tangentielle : perpendiculaire à l'axe de la tige ne passant par la moelle

La combinaison de ces 3 directions conditionne l'existence de 3 plans ligneux :

- Le plan longitudinal-radial est défini par une direction axiale et radiale : parallèle à l'axe de la tige passant par son centre.
- Le plan longitudinal-tangentiel est défini par une direction axiale et tangentielle : parallèle à l'axe de la tige ne passant par son centre. Par construction, le plan longitudinal-tangentiel est perpendiculaire au plan longitudinal-radial.
- Le plan transversal : perpendiculaire à l'axe de la tige.

Les propriétés de la direction axiale seront bien différentes des propriétés de la direction radiale et tangentielle, alors que les propriétés radiales et tangentielles seront assez similaires. De ce fait, les propriétés intimement liées à la structure tridimensionnelle du bois n'ont de sens que si elles sont considérées dans un plan déterminé (e.g. retrait dimensionnel, élasticité).

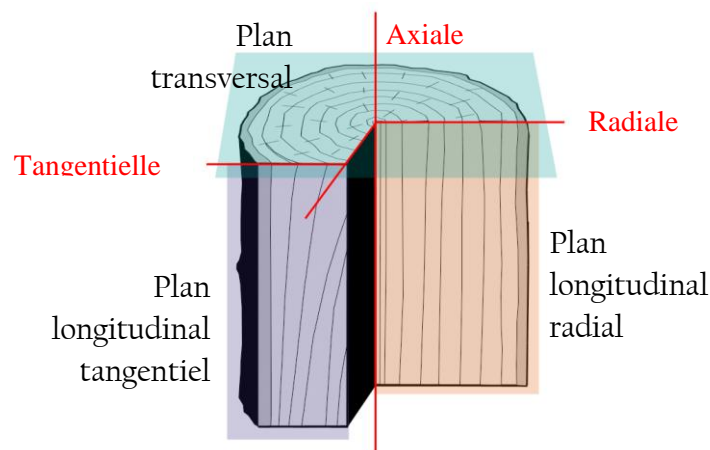


Figure 4 : Définitions des plans ligneux.

Les traits rouges indiquent les trois directions du bois et définissent les 3 plans. Image : Wikipédia.

V. La structure de la paroi des cellules du bois

Toutes les cellules végétales sont séparées par une paroi constituée de 3 parties : une lamelle moyenne (ou lamelle mitoyenne) composée principalement de pectines, recouverte d'une paroi primaire et d'une paroi secondaire. La paroi primaire, généralement très fine, est essentiellement composée de cellulose, hémicelluloses et pectines. La paroi secondaire, plus épaisse est essentiellement composée de cellulose et hémicellulose et imprégnée de lignine.

La paroi secondaire se divise en 3 couches (S1 à S3), différenciées par leur composition chimique, leurs épaisseurs, mais surtout par l'angle des microfibrilles (AMF) de cellulose qui la compose (Figure 5). L'AMF est très fort dans la S1 (-50°), plus faible mais plus variable dans la S2 ($5-30^\circ$) et à nouveau fort dans la S3. L'AMF influence la rigidité longitudinale du matériau, un fort AMF (i.e. forte déviance par rapport à l'axe vertical) entraînera une diminution de rigidité. De par sa plus grande importance dans la paroi, l'AMF de la S2 a le plus d'influence sur les propriétés physiques du matériau (Donaldson, 2008).

D'un point de vue biochimique, la matrice lignocellulosique du bois se compose en moyenne de 50% de cellulose, 25% de lignine et 25% d'hémicellulose (Déjardin *et al.*, 2010). Ce sont les molécules organiques les plus présentes sur terre et représente le stock de biomasse le plus important.

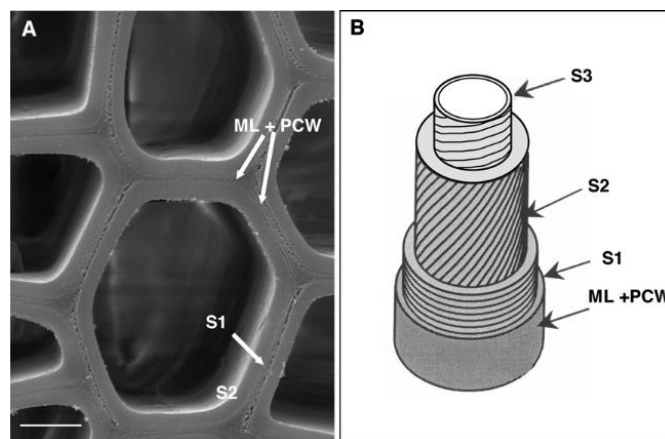


Figure 5 : La structure de la paroi secondaire (Déjardin *et al.*, 2010).

Coupe transversale de fibre de Peuplier en microscopie électronique (A) et schéma de l'agencement des différents constituants de la paroi laissant apparaître l'orientation des microfibrilles dans les différentes couches de la paroi secondaire. ML, lamelle moyenne ; PCW: paroi primaire; S1, S2, S3, couches de la paroi secondaire. Echelle 5µm.

VI. Les traits et les propriétés du bois : une diversité de types, d'échelles et de fonctions

Les traits du bois peuvent être mesurés depuis l'échelle de la paroi cellulaire jusqu'à celle de la plante entière en passant par les échelles cellulaires et tissulaires. Les traits, lorsque décrivant une fonction, sont qualifiés de traits fonctionnels, les traits supposés non liés à des fonctions en ce qui concerne le bois, seront des traits technologiques, dont la mesure n'intéresse, pour l'instant, que les personnes utilisant et/ou étudiant le bois comme matériau.

Pour ce qui est des traits fonctionnels du bois, Lachenbruch & McCulloh (2014) propose un schéma liant traits, propriétés et performance. Un ou plusieurs traits établissent une propriété et l'ensemble des propriétés permet d'établir la performance (Table 1). Par exemple, l'épaisseur des parois des fibres, l'AMF et la teneur en lignine vont avoir un effet sur les propriétés mécaniques du bois. Cette dernière avec la résistance et la déformabilité par exemple vont dicter la performance mécanique.

La performance peut être altérée dans les différentes échelles d'organisation de la plante par une modification de la morphologie cellulaire, de la part relative des tissus et de leur disposition ou encore par une allocation préférentielle d'un tissu plutôt qu'un autre dans une partie spécifique de la plante (Lachenbruch & McCulloh, 2014).

Il convient cependant de préciser que certaines propriétés sont impliquées dans plusieurs performances fonctionnelles comme par exemple la densité qui a une implication directe sur la performance mécanique, par un lien étroit avec la rigidité mais qui pourrait également être impliquée à la performance hydraulique au travers de, la corrélation observée entre densité du bois et résistance à l'embolie (Markesteyn *et al.*, 2011 ; Sterck *et al.*, 2012). Certaines propriétés ayant des implications fonctionnelles auront également des implications technologiques comme l'élasticité.

Ainsi, suivant les cas, on choisira plutôt de mesurer directement la propriété plutôt que le(s) trait(s) impliqués. Si on cherche à comprendre l'investissement carboné de la plante on mesurera directement la densité plutôt que l'épaisseur des parois des fibres ou la teneur en extraits. Si l'on cherche à comprendre la durabilité naturelle d'une essence, on s'attardera sur le déterminisme de la propriété en étudiant les quantités et/ou natures des extraits chimiques. Pour un bon nombre de propriétés du bois, les traits déterminants sont déjà bien connus (e.g. élasticité, densité). Les connaissances au sujet du déterminisme de la densité permettent aujourd'hui d'estimer assez précisément celle d'un bois fossile (Martínez-Cabrera *et al.*, 2012), alors que d'autres propriétés comme la durabilité naturelle sont encore relativement peu comprises et sans doute sujettes à plusieurs déterminismes (Amusant *et al.*, 2014).

Table 1 : Du trait à la performance.

Quelques exemples de traits du bois et leurs implications dans l'établissement de la propriété. Les propriétés ne définissant pas de performance dans l'arbre sont des traits uniquement technologiques.

Trait	Propriétés	Performance
Epaisseur des parois des fibres Quantité d'extraits	Densité	Mécanique
Epaisseur des parois des fibres Angle des microfibrilles	Elasticité	
Nature et/ou quantité des extraits Angle des microfibrilles	Amortissement	
Epaisseur des parois des fibres Quantité de parenchymes Nature et/ou quantité des extraits	Retrait dimensionnel	-
Quantité d'aubier	Conductivité Résistance à l'embolie Stockage de l'eau et des sucres	Hydraulique & Stockage
Nature et/ou quantité des extraits Qualité des liaisons des extraits avec la paroi cellulaire	Durabilité naturelle	Protection

Dans ce travail de thèse, des traits comme des propriétés seront mesurés. Certaines propriétés seront également utilisées comme indicateur (ou « proxy ») d'un trait (i.e. module d'élasticité spécifique comme proxy de l'AMF). Ces traits et propriétés seront utilisés à des fins comparatives entre espèces, entre individus de la même espèce et au sein même de l'individu. **C'est sur la description et la compréhension de la variation des propriétés à l'intérieur de l'arbre que l'emphase sera donnée dans cette thèse.**

Le végétal n'étant pas doué de déplacement, il est inévitablement contraint à s'adapter à un environnement changeant. Qui plus est, de par sa croissance et sa fixité, il génère des autocontraintes (i.e. souvent hydrauliques et mécaniques) liées à sa forme et à ses dimensions. La différence de taille observée chez un arbre suggère également que dans son jeune âge il sera très sensible aux variations d'un environnement très local, alors qu'une fois plus grand, il y sera quasi-insensible au profit d'une sensibilité à des variations environnementales plus globales. De ce fait, les fonctions à accomplir seront différentes au cours de la vie de l'arbre, ce qui induira des variations de valeur de traits ou de propriétés qui seront observées au niveau de ce que l'on appellera dans ce travail le «profil ligneux».

VII. Le profil ligneux

Les termes « profil ligneux », ou encore « profil » seront régulièrement employés en référence à la variation d'un trait ou propriété du bois, si variation existe, au sein de la plante.

Les plantes, ne recyclant pas leurs bois, nous laissent l'opportunité de mesurer les traits et propriétés du bois mises en place à différents âges et/ou à différentes tailles atteints au cours du développement. L'analyse rétrospective des traits et propriétés du bois est indicatrice de l'évolution de la performance d'une fonction au cours de la vie de la plante.

Le terme 'profil ligneux' ne doit pas être confondu avec 'plan ligneux' (Figure 4) qui est un descriptif des différentes dimensions du bois. Le 'plan ligneux' réfère également à l'organisation anatomique d'une espèce.

Le profil ligneux, intègre tous types de traits/propriétés du bois (i.e. caractéristiques anatomiques, physiques, mécaniques ou encore technologiques) à diverses échelles (i.e. paroi cellulaire, cellule, tissu, axe caulinaire ou racinaire). Les deux dimensions de la plante permettant son analyse rétrospective sont (1) la dimension radiale de la tige (i.e. de la moelle de la section jusqu'à l'écorce) et (2) la dimension verticale ou longitudinale (i.e. de la base du tronc à l'extrémité des branches).

Les variations radiales de la dimension et de la distribution des vaisseaux ont beaucoup été étudiées (Détienne & Paquis, 1989 ; Helińska-Raczkowska, 1994 ; Leal *et al.*, 2007). Les travaux fondateurs de Williamson & Wiemann et de leurs collègues ont également participé au développement des connaissances au sujet des variations radiales de densité (Wiemann & Williamson, 1989b; 1989a), ces derniers continuant actuellement de nourrir les connaissances à ce propos (Williamson *et al.*, 2012). Certains travaux relatent également les variations radiales de propriétés mécaniques (Niklas, 1997; Thibaut *et al.*, 1997; McLean *et al.*, 2011). Néanmoins, les études des variations radiales de propriétés du bois sont assez rares chez les feuillus tropicaux (Lachenbruch *et al.*, 2011) et généralement concentrées sur une seule espèce et une seule propriété, ne permettant pas l'analyse comparative des différents profils de variation.

Il existe très peu de synthèses intégratrices des diverses propriétés et de leurs fonctions. Néanmoins, Lachenbruch *et al.* (2011) synthétisent les connaissances au sujet de la variation radiale et discutent leurs significations fonctionnelles en proposant 3 hypothèses explicatives quant à l'existence de ce que les auteurs appellent le 'typical radial pattern' (TRP) (Figure 6).

- (1) Les variations observées seraient la conséquence de l'immaturité du cambium contraignant la mise en place d'un bois aux propriétés optimales pour les jeunes stades de développement. Suivant cette '**hypothèse du développement**', les différences de propriétés observées à cœur seraient un sous-produit dépendant du temps et de la maturation cambiale.
- (2) L'**hypothèse hydraulique** stipule que le bois du centre est optimisé pour résister à des phénomènes d'embolies et de cavitations qui peuvent être dramatiques chez une jeune plante, au détriment d'une conduction efficace. Le bois périphérique sera optimisé pour présenter la conduction la plus efficace, au détriment de la résistance à la cavitation qui sera moins dramatique car plus facilement cloisonnée dans le bois d'un grand arbre.

- (3) D'un point de vue mécanique, un jeune arbre devra être flexible face aux chutes de branches et feuilles des arbres voisins, alors que l'arbre âgé devra faire face à son poids propre et résister à la tension générée par la déviance à la verticalité de sa couronne (expansion de la couronne, force des vents). L'hypothèse mécanique suggère donc une évolution des propriétés du bois en réponse à la variation des contraintes mécaniques engendrée par la croissance et la forme de la plante.

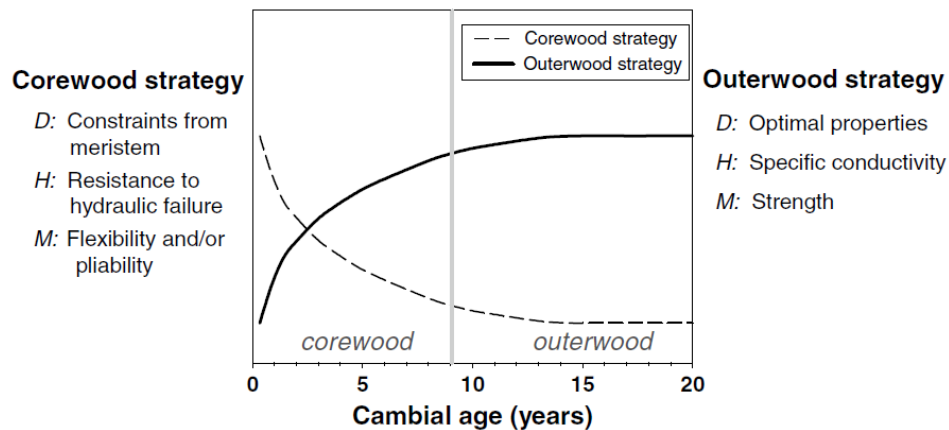


Figure 6 : Schéma des raisons hypothétiques quant à l'occurrence des changements de propriétés le long du rayon.

Le diagramme présente le changement de stratégie du bois du centre ('corewood', pointillés et axe de gauche) et du bois périphérique ('outerwood', ligne pleine et axe de droite). D, H et M réfèrent aux hypothèses énumérées précédemment (Lachenbruch *et al.*, 2011).

L'hypothèse du développement est largement discréditée pour plusieurs raisons. Premièrement, il semble peu probable que l'immatutité du cambium soit l'unique origine de la combinaison de valeurs de traits à la fois adaptée aux besoins mécaniques et hydrauliques. Cette hypothèse implique également que l'évolution de la morphologie des cellules générées par les initiales cambiales soit graduelle, et que par conséquent aucun changement drastique de morphologie cellulaire ne peut être observé. Cette dernière considération est discréditée par la diminution abrupte de densité (i.e. diminution abrupte de l'épaisseur des parois et augmentation abrupte de la quantité de parenchyme) que l'on observe chez les lianes tropicales par exemple (Obaton, 1957; Rowe & Speck, 1996; Lehnebach, 2012).

L'explication du TRP serait en faveur des hypothèses mécaniques et hydrauliques. Néanmoins, il paraît difficile de les considérer séparément étant donné les trade-offs observées entre ces deux fonctions (Lachenbruch & McCulloh, 2014). Dans cette synthèse, l'accent a également été mis sur la nature du processus guidant la variation radiale : est-elle liée à l'âge ou à la taille (DBH, hauteur) de l'individu ? Autrement dit, est-ce que la valeur du trait mesuré est liée au nombre de cernes ou à la taille de la section considérée. Dans le cas où un trait corrèle bien avec la taille comme avec l'âge, il paraît difficile de juger quel est l'effet principal. Néanmoins, certains traits comme la densité du bois sont clairement liés à l'âge (De Castro *et al.*, 1993; Williamson & Wiemann, 2010b; Williamson & Wiemann, 2011). Chez les conifères comme chez les feuillus, des effets liés à l'âge et à la taille ont été observés (Lachenbruch *et al.*, 2011).

Les études se sont logiquement concentrées sur la variation radiale à la base de l'arbre, pour des aspects pratiques mais également parce que cette dimension est intégratrice de la vie

complète de la plante, du premier cerne formé par le jeune arbre au cerne le plus contemporain. Jusqu'à ce jour, la variation verticale est considérée comme le reflet de la variation radiale (Lachenbruch *et al.*, 2011), néanmoins le peu d'études intégrant la dimension verticale (Rueda & Williamson, 1992; Sarmiento *et al.*, 2011) ne suffisent pas à confirmer cette approximation.

Deux aspects de la variation des propriétés du bois sont également absents ou très peu représentés dans la littérature. Tout d'abord, il y a très peu d'auteurs qui ont tenté de corréler le tempérament écologique de la plante (i.e. pionniers, héliophiles, sciaphiles) avec la forme du profil de variation de la propriété (exceptés quelques travaux au sujet de la densité (Wiemann & Williamson, 1988; Woodcock & Shier, 2002; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014)). Enfin, très peu de travaux prennent en compte la présence du bois de cœur (i.e. duramen) (Niklas, 1997), qui a pourtant un effet significatif sur certaines propriétés mécaniques (Brémaud, 2008), ou encore sur la densité (Parolin, 2002; Woodcock & Shier, 2002).

VIII. La duraminisation : changement secondaire 'majeur' du bois

1. Le processus de duraminisation

C'est au cours de ce processus que sont synthétisés les métabolites secondaires qui confèrent au bois ses propriétés technologiques dont la plus remarquable est la résistance aux agressions extérieures (Hillis, 1971). Au sujet de la nature de ce processus, deux écoles s'affrontent.

Le peu d'auteurs ayant travaillé sur la formation du bois de cœur, ont premièrement émis l'hypothèse d'un processus de nature passive, exclusivement due à la mort des cellules de parenchyme (Ziegler, 1968 ; Yang, 1990), et ils généralisèrent l'idée que la duraminisation est un processus âge-dépendant.

Néanmoins, cette hypothèse est discréditée par le fait que le duramen ne suit pas toujours un cerne de bois particulier, mais peut traverser des cernes d'âge différents au sein de la même section (Busgen & Munch, 1929) (Figure 7).



Figure 7 : L'excentricité du duramen suit l'excentricité de la section.

A gauche, *Cordia alliodora* (Boraginaceae) (Photo Julie Bossu). A droite, *Dicorynia guianensis* (Fabaceae).

Cette considération est encore plus explicite lorsque des sections transversales de tiges inclinées sont observées (Berthier *et al.*, 2001). Ainsi, des cernes d'âges différents sont convertis en duramen par l'activité chimique de cellules de parenchyme d'âges différents.

Appuyé par cette considération, Bamber (1976) n'interprète pas la mort des cellules de parenchyme comme la conséquence de la formation du duramen, mais plutôt comme sa cause. Il argumente ses propos tout d'abord au sujet des cellules de parenchyme. Hillis (1977) démontra que les cellules peuvent maintenir leur vitalité plus de 100 ans chez certaines espèces. Elles sont également capables de croissance (i.e. formation de thylles (Chattaway, 1949)) au moment de la formation du bois de cœur et présentent souvent une activité cellulaire élevée dans la zone de transition aubier-duramen. Toutes ces considérations ne sont pas en faveur de cellules vieilles et dégradées. La manière dont est produit le duramen attira également son attention. Il fit l'observation simple mais pertinente que le duramen se forme régulièrement par la transformation des couches d'aubier les plus profondes. Il remarqua également que la formation de thylles associée à la duraminisation débute au même moment dans chaque élément de vaisseaux et suivant une séquence radiale stricte. Si la mort des cellules était simplement due au vieillissement ou à une perte de vitalité, ces dernières ne mourraient pas suivant une séquence si stricte. Bamber (1976) interpréta donc la duraminisation comme un phénomène développemental, actif et régulé par une HIS ('heartwood inducing substance'), transportée longitudinalement depuis les feuilles par le phloème et radialement au travers du cambium et dans le bois par les rayons parenchymateux (Figure 8).

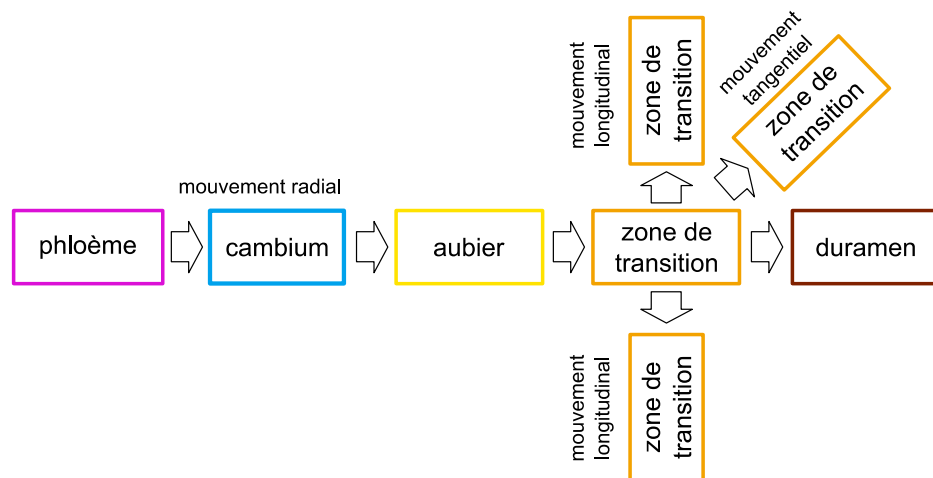


Figure 8 : Schéma fonctionnel de l'hypothèse hormonale de Bamber (1976).

L'hormone induisant la formation du bois de cœur traverserait le cambium puis s'accumulerait dans la zone de transition et suivrait un mouvement longitudinal, radial et tangentiel.

2. Les fonctions de la duraminisation et du duramen dans l'arbre

On associe également au bois de cœur une fonction de protection. Au cours du processus de duraminisation, le bois est imprégné de composés métaboliques secondaires conférant au bois sa durabilité naturelle. Cette dernière témoigne de la capacité du duramen à résister aux attaques des champignons et des insectes xylophages. Par cette protection, le duramen résiste au cours du temps et conserve ainsi l'intégrité mécanique de l'arbre. Il a été suggéré que le

duramen soit le lieu du stockage des déchets des voies métaboliques et des surplus issus de la photosynthèse (Stewart, 1966).

Mais pour Bamber (1976) et Bamber & Fukazawa (1985), la fonction du duramen serait d'ordre physiologique. Plus précisément, sa formation permettrait de conserver une quantité d'aubier à un niveau physiologique optimal, le facteur principal étant la disposition de l'aubier au stockage des réserves et principalement de l'amidon. Il a été montré que l'amidon stockée dans l'aubier est requis pour le rétablissement de la structure de la couronne (Bamber & Humphreys, 1965 ; Kile *et al.*, 1981). Les travaux plus contemporains au sujet de la régulation génétique de la formation du bois de cœur (Kampe & Magel, 2013) et de la physiologie des cellules de parenchyme (Spicer, 2005) confirment l'idée que la formation du bois de cœur est un processus développemental actif.

De ce point de vue, le duramen agit comme un économe en limitant l'effet 'puits' de l'aubier sur les quantités de carbohydrates. Cette considération n'a de sens que si la production de métabolites secondaires est moins coûteuse que le maintien de l'aubier. A ce jour, il n'existe aucun travail tentant de quantifier l'énergie requise à la fabrication des métabolites secondaires et à leur pénétration dans la paroi cellulaire. Il est donc suggéré que des analyses de coût/bénéfices au sujet de la formation du duramen aident à la compréhension des différentes stratégies de duraminisation (Taylor *et al.*, 2002).

3. Les stratégies de duraminisation

A ce jour, il existe très peu de connaissances au sujet de différentes stratégies de duraminisation. Cependant, basé sur un état de fait, on peut imaginer des différences d'ordre temporelles entre espèces, impliquant des différences de longévité de l'aubier.

Certaines espèces de Guyane française sont connues pour duraminer précocement. C'est le cas de *Vouacapoua americana* Aubl. (Fabaceae), qui présente une épaisseur d'aubier allant de 2 à 3 cm (Cirad, 2011). D'autres essences présentent une duraminisation tardive, comme *Dicorynia guianensis* Amsh. (Fabaceae) avec une épaisseur d'aubier allant de 2 à 10 cm (Cirad, 2011) et même jusqu'à 15 cm (Beauchêne, commentaire personnel). Les essences à duraminisation tardive pourraient alors bénéficier d'une quantité de matériel de réserves disponible plus élevée que les espèces à duraminisation précoce, soulignant une différence potentielle de stratégie dans le stockage et l'allocation de la ressource.

On peut également envisager la diversité des stratégies de formation par la nature du processus biochimique lui-même et sa localisation dans la tige.

Les travaux de Magel et ses collaborateurs (synthétisés dans (Kampe & Magel, 2013)) ont mis en évidence au moins deux types biochimiques de formation du bois de cœur. Le type I ('Robinia-Type'), qui semble être le plus courant (dans la limite des connaissances actuelles), se caractérise par (1) la synthèse de métabolites secondaires au niveau de la zone de transition entre l'aubier et le duramen et (2) l'absence de précurseurs de métabolites dans l'aubier. On parle souvent de synthèse 'de novo' dans ce cas. Le type II ('Juglans-type'), bien moins fréquent et par conséquent relativement peu étudié, se caractérise par (1) une accumulation de précurseurs dans l'aubier ancien, et (2) la concomitance d'une synthèse 'de novo' (comme dans le type I) et d'une synthèse secondaire qui transforme les précurseurs accumulés dans l'aubier au niveau de la zone de transition. Ce type II entraîne généralement des colorations de l'aubier le plus profond.

Les produits de la duraminisation permettent également la discrimination de stratégies de duraminisation potentielles. Dans une étude comparative de la durabilité naturelle chez 3 essences très durables de Guyane Française, Amusant *et al.* (2014) entrevoient une opposition entre deux types de stratégies : quantité des extraits vs qualité des extraits. Il est alors suggéré que l'accomplissement de la durabilité naturelle de *Vouacapoua americana* est due à une forte quantité d'extractibles (-18% de la masse sèche) alors que celle de *Bocoa prouacensis* est due à une grande qualité et/ou spécificité/toxicité des extractibles à défaut d'une forte quantité (-2-3% de la masse sèche). Cette opposition de stratégies questionne également sur la quantité de sucres et l'apport énergétique requis pour la fabrication d'une grande quantité d'extraits. Qui plus est, il semble exister une relation directe entre la quantité de sucres disponibles dans l'aubier et la quantité d'extractibles produits (Hillis *et al.*, 1962), ce qui justifierait aussi la forte appétence de l'aubier de *Vouacapoua americana* et par conséquent sa faible durabilité naturelle (Amusant *et al.*, 2014).

4. Terminologie

Les essences ne présentant pas de distinctions de couleurs entre le bois central et périphérique sont généralement considérées comme des espèces sans duramen. En effet, la déposition d'extractibles ne semble pas obligatoire, au regard de nombreuses essences à croissance rapide (e.g. *Parkia*, *Shefflera*, *Cecropia*). Néanmoins, l'absence de production d'extraits n'est pas un gage de la vitalité de toutes les cellules de parenchymes. Il semble peu probable, pour des raisons économiques, que les essences à bois blanc conservent toutes leurs cellules vivantes. Dès lors, le bois blanc présent à cœur sera considéré comme étant du duramen, mais un duramen clair à différencier du duramen coloré.

IX. Enjeux autour de la variabilité du profil ligneux en Guyane Française

Cette étude s'inscrit à l'interface entre la science fondamentale (biologie et écologie végétale tropicale) et la science appliquée (foresterie et sciences du bois). La filière « bois » en Guyane française a été identifiée comme une industrie d'avenir qui doit être développée pour faire face à une démographie grandissante et répondre aux enjeux socio-économiques de demain.

Comprendre la variabilité du profil ligneux chez les essences guyanaïses est donc source de sorties directement imputables à l'industrie du bois, notamment par l'amélioration de la production ligneuse en milieu forestier au travers du développement et de l'optimisation des pratiques de sélection avant abattage.

D'autre part, la compréhension de cette variabilité est d'une importance capitale dans la compréhension des fonctions de la plante et du peuplement forestier. A l'échelle de l'individu, la compréhension de cette variabilité revient à investiguer les fonctionnalités des différents tissus (i.e. conduction, stockage, soutien mécanique, protection) et ainsi comprendre la diversité de stratégies de développement du profil ligneux en forêt tropicale.

Un accent particulier sera donné au cours de cette thèse sur les variations de densité du bois entre espèces, au sein de la même espèce, ainsi qu'au sein même de l'individu. La densité du bois est une propriété à forte valeur fonctionnelle car elle semble être corrélée avec les dimensions de la plante (Niklas, 1993) et est également perçue comme une propriété intégratrice d'autres propriétés du bois (Chave *et al.*, 2009).

Un courant récent de publication intègre la densité du bois comme une variable importante à l'échelle de l'écosystème. La densité serait un bon proxy du temps de dégradation du bois (Hérault *et al.*, 2010), de la répartition des espèces ligneuses le long de gradients environnementaux (Baker *et al.*, 2004) et de la dynamique du stock de carbone hors-sol (Chave *et al.*, 2005).

La compréhension de la variabilité des quantités d'aubier dans l'arbre est également très importante puisqu'il est le lieu du stockage de sucres non-structuraux présentant des turn-over plus ou moins rapides participant ainsi à la dynamique du cycle du carbone (Carbone *et al.*, 2013; Richardson *et al.*, 2013; Richardson *et al.*, 2015). De par sa fonction de stockage et de conduction d'eau, l'aubier est également impliqué dans le cycle de l'eau.

X. L'approche de cette thèse : de l'individu au statut écologique de l'espèce

Ce travail de thèse a été réalisé suivant une approche ascendante ('bottom-up') allant de l'individu jusqu'au statut écologique de l'espèce.

Nous sommes partis du postulat qu'il fallait d'abord être capable d'entrevoir au mieux les variations de propriétés du bois à l'intérieur d'un même individu afin de comprendre les variations à l'échelle spécifique et de fait, être capable de comparer les traits de différentes espèces en lien avec leurs statuts écologiques. Une approche individu-centrée est pertinente puisque c'est l'individu qui répond à son environnement et non l'espèce (Clark *et al.*, 2011). Par conséquent, la somme des réponses des individus de la même espèce conditionnera la distribution et la variation des propriétés apparentes de cette dernière. La compréhension du fonctionnement des arbres et plus particulièrement la compréhension de sa croissance se révèle être beaucoup mieux perçue par une approche intégrant des mesures intensives à l'échelle individuelle (Van Pelt & Sillett, 2008; Sillett *et al.*, 2010).

Ainsi, il a été décidé dans un premier temps de se concentrer sur une seule espèce en fournissant un effort de mesure intensive intégrant l'évolution de la structure de l'arbre et des propriétés de son bois au cours de l'ontogénie.

Dans un deuxième temps, l'échantillonnage s'est ouvert à un panel varié d'espèces en mettant l'accent sur la caractérisation de leurs valeurs de traits/propriétés ainsi que leurs variations afin de déterminer le cortège de propriétés révélateur de la stratégie écologique de l'espèce.

a. Emphase sur l'Angélique de Guyane (*Dicorynia guianensis*, Amsh. Fabaceae)

Les deux premiers volets de cette thèse ont été dédiés à l'étude d'une essence forestière emblématique du plateau des Guyanes : *Dicorynia guianensis*. Ce choix n'est évidemment pas arbitraire puisqu'il s'agit d'une essence importante tant sur des aspects écologiques qu'économiques.

Sur son importance régionale dans l'écosystème

L'Angélique est une espèce d'arbre endémique du plateau des Guyanes (Koeppen, 1967). On la retrouve sur les crêtes, les pentes et les sols bien drainés, son abondance dans l'ouest Guyanais peut dépasser 8 individus d'un diamètre supérieur à 20 cm à l'hectare (Guitet *et al.*, 2014). C'est un arbre qui peut mesurer 50m et 120cm de diamètre. Le statut successional de cette essence est assez original puisqu'il s'agit d'une « héli-tolérante à l'ombre » (Favrichon, 1994), capable de se régénérer dans les trouées comme dans le sous-bois. Néanmoins, sa forte

capacité de croissance en milieu ouvert souligne une forte tendance à l'héliophilie (Forget, 1988).

Sur son importance régionale dans la filière bois

La notoriété de l'Angélique (nom commercial : Basralocus) résulte surtout de sa grande utilisation comme bois d'œuvre. Son abondance dans l'est de la Guyane, ses fûts longs et rectilignes ainsi que les qualités de son bois, font que depuis 2001 son importance dans l'industrie du bois guyanaise ne cesse d'augmenter (Bonjour, 2015). En effet, l'Angélique représente 60% du cubage au sortir de scierie sur la période 2011-2014 (Brunaux *et al.*, 2009). En raison de sa bonne durabilité, de ses bonnes caractéristiques physiques, mécaniques et esthétiques, l'Angélique est employée de diverses manières (menuiserie intérieure et extérieure, meuble, décoration, parquet, charpente, etc ...).

Sur son importance en Amazonie

L'importance de l'Angélique ne s'arrête pas aux frontières du plateau des Guyanes, puisque des études récentes la positionne comme la 341^{ème} espèce la plus abondante en Amazonie (ter Steege *et al.*, 2013). De par son abondance et une densité du bois généralement plus importante dans le nord et le nord-est amazonien (Baker *et al.*, 2004), l'Angélique est fortement impliquée dans la dynamique du carbone puisqu'elle est la 9^{ème} espèce qui participe le plus à la biomasse (sur les 182 qui participent à 50% de la biomasse) et la 16^{ème} qui participe le plus à la productivité amazonienne (sur les 184 qui participent à 50% de la productivité) (Fauset *et al.*, 2015).

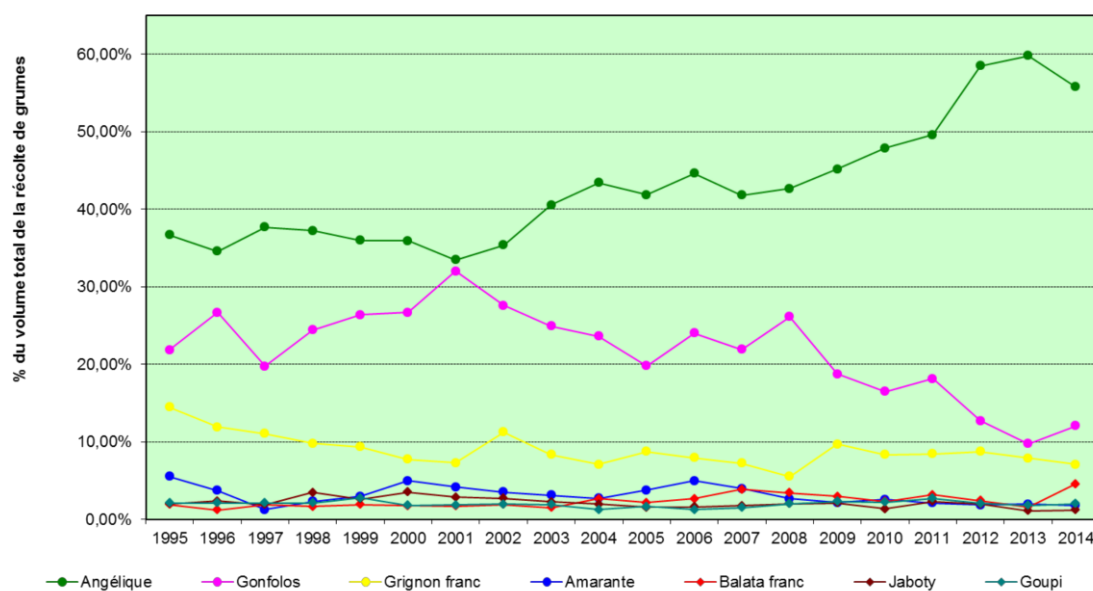


Figure 9 : Proportion des récoltes des 8 essences les plus récoltées pendant les 20 dernières années (Bonjour, 2015).

Sur la variabilité de ses propriétés

Malgré son importance écologique et son abondance en Guyane, l'Angélique en tant que bois d'œuvre souffre d'une grande variabilité de sa quantité d'aubier (Fournier *et al.*, 2003), mais également de sa durabilité naturelle (Déon, 1980; Bonjour, 1996; Amusant *et al.*, 2004). Le

statut écologique original, l'importance dans le cycle du carbone, l'abondance en Guyane et la variabilité des propriétés de l'Angélique en font le candidat pertinent pour une étude détaillée des propriétés de son bois.

b. Le bois chez les Légumineuses :

Le dernier volet de cette thèse a été consacré à la mise en relation entre les propriétés du bois, leurs variations et le statut écologique des espèces. L'échantillonnage s'est concentré sur la famille des Fabaceae pour plusieurs raisons. Tout d'abord, c'est une des 5 familles les plus représentées en Guyane (Gourlet-Fleury *et al.*, 2004). Les Fabaceae couvrent également une vaste gamme de valeurs de densité et de tempérament vis-à-vis de la lumière (i.e. héliophiles jusqu'à sciaphiles). Qui plus est, les relations phylogénétiques dans la famille sont relativement bien connues (Baraloto *et al.*, 2012) et permettent d'analyser les résultats en regard de la parenté entre essences. Pour finir, c'est une famille très bien représentée dans les essences commerciales de Guyane, allant du bois de charpente jusqu'au bois de tranchage (Annexe 1).

c. Objectifs :

Les objectifs de ce travail de thèse sont les suivants :

- (1) Comprendre la dynamique de formation du duramen par une approche individu-centrée intégrant l'évolution de la plurifonctionnalité de l'aubier et du duramen au cours de l'ontogénèse.
- (2) Apporter des éléments quant à la variation des propriétés du bois dans l'arbre et l'effet de la duraminisation sur ces propriétés.
- (3) Dresser le cortège de traits indicateurs du tempérament écologique de l'espèce.

Chapitre I : Le développement architectural et la duraminisation : le cas de l'Angélique de Guyane

Ce chapitre a fait l'objet de plusieurs communications orales et écrites :

- Poster :

R. Lehnebach, J. Beauchêne, N. Amusant & E. Nicolini. **Structure des couronnes et variation de l'épaisseur et de la surface d'aubier chez l'Angélique de Guyane (*Dicorynia guianensis* Amsh., Caesalpinioideae, Fabaceae).** *Les 2èmes Journées Scientifiques du GDR Sciences du bois 3544, 19-21 Novembre 2013, Noisy-Champs, France.* Disponible sur HAL archives-ouvertes : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01215800v1>

- Présentation orale en conférence internationale :

R. Lehnebach, J. Beauchêne, N. Amusant & E. Nicolini. **Tree crown mortality: relevance in predicting sapwood amount and radial growth rate in a tropical forest tree of French Guiana (*Dicorynia guianensis* Amsh., Fabaceae).** *Botany Congress 2014, July 26-30 2014, Boise, IDAHO, USA.* Disponible sur Researchgate [https://www.researchgate.net/publication/264380579_Tree_crown_mortality_relevance_in_predicting_sapwood_amount_and_radial_growth_rate_in_a_tropical_forest_tree_of_French_Guiana_\(Dicorynia_guianensis_Amsh._Fabaceae\)](https://www.researchgate.net/publication/264380579_Tree_crown_mortality_relevance_in_predicting_sapwood_amount_and_radial_growth_rate_in_a_tropical_forest_tree_of_French_Guiana_(Dicorynia_guianensis_Amsh._Fabaceae))

- Article scientifique dans une revue à comité de lecture :

R. Lehnebach, H. Morel, G. Le Moguédec, N. Amusant, J. Beauchêne, E. Nicolini 2015. **Sapwood-heartwood formation on the course of tree ontogeny: the case study of a tropical forest tree species (*Dicorynia guianensis* Amsh. Fabaceae).** Soumis et en cours de révision dans *Trees: Structure and function* le 21/10/2015.

- I. Article : “Heartwood/sapwood profile, growth and crown structure on the course of ontogeny in natural forest: the case study of a tropical tree (*Dicorynia guianensis* Amsh., Fabaceae)”

ROMAIN LEHNEBACH^{2,3,6}, HELENE MOREL², GILLES LE MOGUEDEC⁴, NADINE AMUSANT⁵, JACQUES BEAUCHENE⁵, ERIC NICOLINI³

²University of Montpellier, 163 rue Auguste Broussonnet, 34090 Montpellier, France.

³CIRAD - JRU AMAP, BP701, 97397 Kourou Cedex, French Guiana.

⁴INRA - JRU AMAP, Boulevard de la Lironde, TA A-51 / PS2, F-34398 Montpellier cedex 5

⁶Author for correspondence (e-mail: romain.lehnebach@cirad.fr)

ABSTRACT:

Premise of the study: Sapwood and heartwood are two essential stem components that can vary greatly in tropical trees. Many studies have found positive correlations between growth rate and sapwood quantity. Growth rate of trunk according to tree size generally follows a humpback pattern, whereas new findings reveal that carbon accumulation rates increase continuously with age. The integration of pluri-functional aspects of wood, growth rate and tree ontogeny may provide a better understanding of sapwood and heartwood quantity variations, which in turn might improve both logging profitability and understanding of carbon sequestration process.

Methods: Wood core sampling, intensive measurement of tree structure, and radial growth monitoring were performed on an abundant and highly exploited canopy tree species in French Guiana: *Dicorynia guianensis*.

Key results: Both sapwood quantity and trunk growth rate follow the same humpback pattern, reaching their maximum values at 47cm DBH. Heartwood quantity in trunk follows two different phases: a slow increase followed by a fast increase. Both decreasing growth rate and sapwood amount are concomitant with a faster increase in crown size. Thus, decreasing growth rate of trunk in larger trees is not related to decline but rather to a shift of wood allocation from trunk towards crown. This shift favor crown expansion and competitiveness and increase crown storage ability.

Conclusions: This study, confirms that heartwood formation favors tree economics by decreasing sapwood and respiration costs, and highlights the importance of taking into account tree growth allocation principles in order to improve harvesting profitability and understanding of carbon accumulation in trees.

Keywords: Tropical tree, sapwood, heartwood, growth, allocation, ontogeny, *Dicorynia guianensis*

INTRODUCTION:

Sapwood and heartwood are the 2 essential components of tree stem and have different functions. Sapwood conducts water (Gartner, 1995) and stores, carbohydrates and water (Hillis, 1987). Sapwood also has a mechanical role, being in the peripheral part of the trunk (Niklas, 1997). Heartwood has a protective role and manages sapwood quantity in the stem as tree grows. Sapwood and heartwood amount in stem are intrinsically dependent upon each other and dependent on their respective functions.

Quantities of sapwood and heartwood in individual trees in stands of natural forest can vary greatly (Cirad, 2011) but we lack an integrated understanding of the multi-functional aspects of wood and how sapwood and heartwood quantities can vary ontogenetically. With such an understanding we could better predict sapwood and heartwood distribution in trees, enabling the timber industry to more accurately select trees for felling for commercial exploitation, increasing profitability and reducing impact on ecosystems. We would also better understand the growth and internal dynamics of tropical wood, and thus better understand the crucial role which tropical forests play in carbon sequestration. Sapwood contains living cells and reserve materials (IAWA., 1964), conducts water from roots to leaves and stores water and reserves (Hillis, 1987). Sapwood cells produce defensive compounds to respond to injury or microbial attack (Hart & Johnson, 1970; Boddy, 1992). Because of the link between leaf transpiration and hydraulics, sapwood has been studied for its water conduction functions, for example the allometric relationships between sapwood and leaf area (Whitehead et al., 1984; White, 1993; Morataya et al., 1999). However, sapwood amount is not based solely on water conduction, especially in angiosperm species (Spicer & Holbrook, 2005). Inner, non-conductive sapwood can remain alive to store carbohydrates or water.

Heartwood is the inner part in the stem that no longer contains living cells and in which reserves materials (i.e. carbohydrates) have been converted to heartwood chemical compounds, or migrated in another part of the plant (IAWA., 1964). Heartwood formation has been hypothesized as an ageing process (Frey-Wyssling & Bosshard, 1959; Zimmermann, 1983; Yang, 1990) and as a developmental process which maintains sapwood at optimum physiological levels (Bamber, 1976; Bamber & Fukazawa, 1985). Recent studies of heartwood formation (Kampe & Magel, 2013) and plant physiology (Spicer, 2005) confirm the second hypothesis. Thus heartwood formation is an active process that regulates how much sapwood is dedicated to carbohydrate and water storage (Bamber, 1976).

In terms of sapwood's carbohydrate storage functions, reserves decrease during re-foliation (Bamber & Humphreys, 1965; Vanderklein & Reich, 1999; Schutz et al., 2011) and in response to 'regrowth dieback' (Kile et al., 1981). In beech and sessile oak non-structural carbohydrate concentration varies according to location in trees, with preferential locations in coarse roots, stump and crown (Barbaroux et al., 2003). Isotopic tracing of ^{14}C in red maple reveals stored carbohydrates in both 'young' (outermost wood rings) and 'old' (innermost) pools (Richardson et al., 2013; Richardson et al., 2015). The former are used for growth and daily metabolism (Carbone et al., 2013), and the latter for regenerating stems and roots (Carbone et al., 2013; Vargas et al., 2009).

Trees store water mainly in the trunk sapwood in embolized vessels, intracellular space, and fibers (Tyree & Yang, 1990; Meinzer et al., 2008), and axial parenchyma and rays (Holbrook,

1995; Meinzer et al., 2003; Scholz et al., 2007). As tropical trees grow, their daily reliance on stored water in the stem increases (Goldstein et al., 1998; Meinzer et al., 2004). More water is withdrawn from both trunk and crown, but some studies show that more stored water is drawn from the crown than the trunk (Schulze et al., 1985; Cermak et al., 2007), even if trunk stored water is more available (Cermak et al., 2007).

Several factors (e.g. tree age, site conditions, genetics, diseases, and silvicultural treatments) influence the amounts of sapwood and heartwood in trees (reviewed in Taylor et al., (2002)). These factors influence tree vigor, which is measured in terms of absolute growth rate, measured as growth of trunk diameter in cm per year. Absolute growth rate is positively correlated with sapwood amounts in some conifers, e.g. *Pinus radiata* (Carrodus (1972); Bamber (1976), *Picea abies* and *Abies alba* (Busgen & Munch, 1929)), and in some angiosperms e.g., *Quercus sessiliflora* (Busgen & Munch, 1929), and *Eucalyptus grandis* (Bamber, 1976).

There is also a positive correlation between absolute growth rate and sapwood quantity in tropical tree species (van der Sande et al., 2015). Variations in sapwood quantity may be a driver of tree growth rather than simply a consequence of variations in absolute growth rate. For example sapwood growth might create greater water storage, enabling faster tree growth. However, there are also examples of negative correlation between absolute growth and sapwood quantity (reviewed in Hillis (1987)). Taylor et al. (2002) suggest that the occurrence of both negative and positive correlations may be due to the poor understanding of growth allocation hierarchies. Growth patterns in *Toona ciliata* were modeled using hierarchical allocation taking into account reserve dynamics, partitioning and productivity (Schippers et al., 2015). This seems to better explain annual growth variation than other allocation models.

Sapwood and heartwood quantity variation has not been studied according to absolute growth rate variations in individual trees during ontogeny. Efforts have recently been made to understand tree growth at species levels (Poorter & Bongers, 2006; Wright et al., 2010; Hérault et al., 2011), however these studies tend to explain absolute growth rate using climatic factors or functional leaf traits averaged to species level, and neglect within species variations.

We can easily estimate absolute growth rate for age-known trees (e.g. plantation growing trees), but it is difficult to estimate absolute growth rate in natural stands (i.e. in which tree ages is unknown) without census protocol or dendrochronological assessment. Absolute growth rate is generally calculated as the increase in trunk diameter at breast height per year. However this is not an accurate measure as it fails to take account stem volume or biomass growth of the whole tree (Van Pelt & Sillett, 2008; Sillett et al., 2010). It seems that the accumulation rate of carbon increases continuously with tree size (Stephenson et al. 2014). In *Sequoia sempervirens* and *Eucalyptus regnans*, trunk absolute growth rate declines with ageing or tree size while crown absolute growth rate is still increasing. Thus, decreasing absolute growth rate at breast height in older/larger trees (Wirth et al., 2009; Meinzer et al., 2011), as represented by ‘hump-back’ growth curves (Canham et al., 2004; Hérault et al., 2011), may be due to a shift in biomass allocation during tree ontogeny rather than due to tree decline.

Understanding annual growth rate and variations in sapwood and heartwood amounts needs an individual-based approach (Clark et al., 2011) coupled with intensive measurement of tree structure (Sillett et al., 2010). Since foliar traits fail to predict absolute growth rate and

sapwood amount (referred as ‘crown traits’ in (van der Sande et al., 2015)), we will examine the relationships between ‘structural traits’, annual growth rate, and sapwood and heartwood amounts in individual trees at different developmental stages.

Our objectives are (1) to investigate the relationship between radial growth at breast height and whole tree structure, (2) to identify structural tree characteristics which indicate the moment at which growth at breast height ceases to be indicative of real growth, and (3) to relate these results to variations in quantity of sapwood and heartwood.

We chose the angiosperm species *Dicorynia guianensis* for this study, a species highly exploited for timber in French Guiana, which also plays an important role in carbon sequestration and the production of biomass in the Amazonian forest ecosystem (Ter Steege et al 2013, Fauset et al 2015).

Data was collected using ‘intensive measurements’ (Van Pelt & Sillett, 2008 ; Sillett et al., 2010) of tree structures, and by taking sapwood and heartwood cores. We also used radial growth measurements taken over a 30 year period. From these data we have been able to calculate stem traits (absolute growth rate (AGR), diameter at breast height (DBH), sapwood and heartwood quantity) and structural tree traits (height, stem volume of trunk and crown, number of branches). Results are discussed according to whole-tree perspective, taking into account the multi-functional aspects of sapwood and heartwood, their variations in different parts of the tree, and their links with AGR on the course of ontogeny.

MATERIALS AND METHODS:

Study species—*D. guianensis* is an endemic species of the Guiana shield (Koeppen, 1967), belonging to the Legume family (i.e. Fabaceae), one of the five most abundant families present there (Gourlet-Fleury et al., 2004). An emergent hemitolerant tree it is able to establish in the understorey as well as in clearings (Favrichon, 1994). It can reach 50 m height and a diameter at breast height (DBH) of 120 cm.

D. guianensis (trade name: Basralocus) represents roughly 50% of the timber production in French Guiana (Brunaux et al., 2009). In cross-section, the brown heartwood is clearly demarcated from the much lighter sapwood. The heartwood is mainly used for carpentry, flooring and interior paneling. It has convenient mechanical properties and a straight trunk. However its natural durability, while good is variable (Amusant et al., 2004). Sapwood thickness varies generally between 2 and 10 cm (Cirad, 2011) but can reach 15 cm (Beauchêne, personal comment). In angiosperm species, sapwood conducts less water with age (Spicer & Gartner, 2001). In some legume species, water conductive sapwood is reduced to the first 2-4cm (Reyes-García et al., 2012) Variation in sapwood thickness and evidence from other species suggests that in *D. guianensis* sapwood is important for storage of reserves or protective compounds. Thus we can expect that this species conserves a considerable sapwood amount dedicated not only to water but also to reserves or protective compound storage. Its abundance, its local commercial importance and also the suggested separation between the function of conduction and storage within sapwood, make this tree species an ideal candidate for the ontogenetic study of heartwood formation.

Study site—The Paracou experimental site (5°18'N, 52°53'W) is a “terra firme” rain forest belonging to the Caesalpinaceae facies (Sabatier & Prévost, 1990), a typical forest type of

French Guiana (Ter Steege et al., 2006). The site has a tropical climate. The dry seasons are mid-August to mid-November and March-April. The mean annual rainfall is 3041 mm. A complete and regular inventory of DBH of all trees ≥ 10 cm has been taken in permanent plots (125ha in total).

Sampling trees—We sampled 88 canopy trees (crown position index = 3 to 5 Dawkins (1958)) with a wide range of DBH (0.2 to 1 m). 71 were monitored trees from permanent plots at Paracou, 017 were from a free-sampling area in the same station (Table 1).

Table 1: Sampled trees, methods and type of measures.

Types of measures	Permanent plots		Free-sampling area	
	N=71		N=17	
	N=42	N=29	N=11	N=6
Height and DBH	x	x	x	x
Crown assessment	x	x	x	x
Growth rate	x	x		
Structural description	x		x	x
Heartwood-sapwood profile at BH	x	x	x	x
Heartwood-sapwood tapering			x	

Sapwood-Heartwood measurements—Using a manual increments borer, we collected 2 diametrically opposed wood cores per tree. In the case of leaning trees, cores were collected perpendicular to the leaning axis. For each core, we measured bark (B_{t1} and B_{t2} in mm) and sapwood thickness (SW_{t1} and SW_{t2} in mm). For small trees (DBH < 25 cm), we collected only one wood core. The following variables were calculated:

Heartwood (HW) diameter: $HW_d = DBH - (SW_{t1} + SW_{t2} + B_{t1} + B_{t2})/10$, in cm.

Sapwood (SW) thickness: $SW_t = (SW_{t1} + SW_{t2})/2$, in cm.

Analysis of heartwood-sapwood tapering and heartwood volume in trunk—We felled 11 of the 17 trees from the free-sampling area to study the variation of heartwood-sapwood amounts in trunk and crown. For each tree we collected wood discs from the trunk: at breast height (130cm), at 3m, and at every 3m until the main fork. We also collected wood discs from the crown: 1 or 2 from smaller trees, 3 or 4 from larger trees. We recorded the position and height of each disc within the crown structure.

In the laboratory, each disk was planed using a surface planer and digital photographs were taken of each disk with a scale for reference during image processing.

Image processing was used to measure the mean heartwood, sapwood and bark thickness of each disc. These measurements enabled us to graphically represent heartwood and sapwood tapering, and to calculate the heartwood, sapwood and bark area of each disc, and subsequently the heartwood, sapwood and bark volume within the trunk (Appendix S1)(see Supplemental Data with the online version of this article). From the 6 unfelled trees, 3 had been topped for another experiment, so from these trees we collected one wood disc just below the fork and two cores at breast height to calculate heartwood, sapwood and bark volumes.

Growth rate calculation—AGR was calculated as the slope coefficient extracted from regression analysis of DBH against 30 years of measurements for each tree. All regressions were visually inspected to detect potential deviation from linearity of the increment in diameter of the stem. Especially for large trees, sometimes the height at which diameter is measured is raised to avoid swollen trunk bases. If the height at which diameter is measured has been raised during the last 5 years, AGR has been calculated from measurements taken prior to it having been raised. If the height at which diameter is measured was raised during the 5 first years of measurements, AGR has been calculated from measurements taken after it was raised.

Tree crown assessment—We identified possible declining trees using the crown fragmentation assessment method of canopy trees of Rutishauser et al. (2011) crown. As liana infestation (LI) has no significant effect on *D. guianensis* tree growth (Rutishauser et al., 2011), we did not score it, and restricted the assessment to three indexes: crown position (CP), main branches mortality (MB) and secondary branches mortality (SB) (see Rutishauser et al., 2011, for a detailed description).

Measuring the structure of large tree—We developed a method to measure tree structure using topological and quantitative description. We divided tree structure into three parts: trunk, crown, and green crown (Fig. 1). We define the green crown as all living reiterated branches of 10cm basal diameter. Professional tree climbers identified and visually assessed the length of each living reiterated branch of 10cm, and recorded their total number. For all trees, assessment of living reiterated branches of 10cm basal diameter captured almost the whole green crown. However branches with a basal diameter between 8 and 10cm can be of varying importance in the green crown whatever the size of the tree.

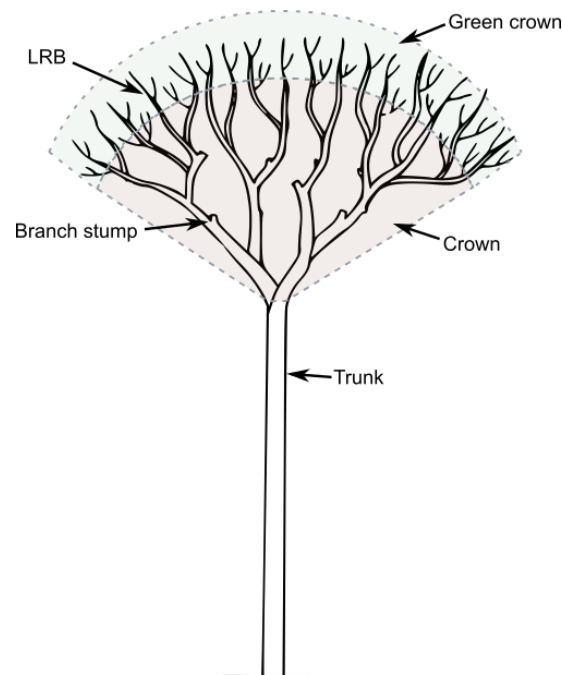


Figure 1: The structure used for large trees. The green crown is composed of living reiterated branches (LRB), whereas the crown is composed of leafless branches and shed branch indicators (stumps). The trunk is the stem portion between the ground and the first living branch that supports

the crown and green crown.

In order to rationally include these smaller branches, an ‘equivalent number of LRB’ per tree (eqnLRB) was calculated by dividing the sum of their sectional area by the sectional area of a stem of 10 cm of diameter. Finally, the number of LRB was added to the eqnLRB to calculate the total number of living reiterated branches per tree per green crown (nLRB). When the tree climbers completed the LRB assessment, they broke down the crown into stem units. A stem unit was defined as a linear stem portion delimited by a basal and distal branching event. The tree climbers measured the length, basal and distal circumference of each stem unit. For each described tree, we obtained a topological description allowing calculation of crown stems (Volc) and trunk volume (Volt). Five of the felled trees (DBH > 25cm) were described by tree climbers before felling and the 6 remaining described on the ground after felling.

Tree crown structure was also described according to processes of branch mortality (i.e. cladoptosis) in the growing crown. We developed a new method to measure crown branch stumps in order to quantify the number of branches shed during tree development. Each stump diameter was measured by a professional climber. These measurements were used in a series of equations (Appendix S2), involving diameter of dead branches inside the stump, bark thickness and the relationship between the number of LRB of 10 cm of diameter and the diameter of the bearing stem, allowing us to estimate the number of dead reiterated branches (nDRB) per tree. This gives the absolute number of reiterated branches ($nARB = nLRB + nDRB$) and the proportion of dead reiterated branches (pDRB) compared to nARB.

Branch stumps in individual trees were classified according to two states of healing: ‘healed’, defined as completely covered with a layer of healing wood; or ‘not-healed’, defined as partly or not at all covered with a layer of healing wood. The state of healing provides time indices for branches shed, so we could use proportions of healing states within individual trees to indicate branch mortality dynamics.

Data compilation and variables extraction—We encoded tree structure data in a spreadsheet using the Multiscale Tree Graph format (MTG) (Godin & Caraglio, 1998). We calculated variables (i.e. Volc, Volt, nARB, nLRB, nARB, nDRB, pDRB) (Table 2) with AMAPmod software (Godin et al., 1997) in Python 2.7 programming language.

Analysis—R software (R-Core-Team, 2013) was used for statistical analysis. We used simple, linear models fitted with `lm()` in the ‘base’ package. Our main purpose was to give a precise description of the relationships between variables when they are non-linearly related. We avoid the use of log transformed predictors and/or response variables that may hide the changes regimes of one variable with respect to another, which are generally used in allometric studies (Warton et al., 2006), except for the relationship between stem volume and DBH that was plotted on an arithmetic scale. Thus we proceeded to non linear fitting with `nls()` function in the ‘base’ package, assuming residual error distribution following standard linear model hypothesis. Three non linear functions used in this study are mentioned in Table 3. For some fitted models we calculated confidence and prediction bands by bootstrap re-sampling using 1000 iterations. For each model, we assessed variance homoskedasticity and normality of residuals using diagnostic plots and appropriate statistical test. For each linear model, the determination coefficient (R^2) is given.

Comparisons between stem traits and structural traits were performed using the Pearson correlation matrix computation implemented in the ‘Hmisc’ package (Harrel, 2014).

Table 2: List of traits used in this study and their abbreviations.

Stem traits	DBH	Diameter at Breast Height (cm)
	DUF	Diameter Under Fork (cm)
	SWt	Sapwood thickness (cm)
	HWd	Heartwood diameter (cm)
	HWv	Heartwood volume (m ³)
	AGR	Absolute Growth Rate (cm/year)
	H/D	Height-DBH ratio (m/m)
Structural traits	H	Tree height (m)
	Ht	Trunk height until the first living branches (m)
	Hc	Crown height from the first living branches to tree top (m)
	Volc	Crown stems volume from the first living branches (m ³)
	Volt	Trunk volume until the first living branches (m ³)
	nARB	Number of Absolute Reiterated Branches
	nLRB	Number of Living Reiterated Branches
	nDRB	Number of Dead Reiterated Branches
	pDRB	Proportion of Dead Reiterated Branches according to nARB

Table 3: Non-linear functions used in this study. Hyperbolic function is defined by 5 parameters, a_1 , a_2 , b_1 , b_2 define two asymptotic lines of the form $a_1 + x \cdot b_1$ and $a_2 + x \cdot b_2$, and parameter c governs the distance to the intersection of both asymptotic lines. Canham’s growth function is defined by a maximum growth rate parameter (MaxGr), a size at optimal growth rate (Dopt) and an ontogenetic variation in growth rate parameter (Ks). ε is the residual term with a distribution following standard linear model hypothesis.

Power model:	$f(x) = a \cdot x^b + \varepsilon$
Hyperbolic model:	$f(x) = (((a_1 + a_2 \cdot (b_1 + b_2) \cdot x) + \sqrt{((a_1 - a_2 + b_1 + b_2) \cdot x^2 + 4 \cdot c^2) / 2}) + \varepsilon$
Canham’s growth model (Canham et al., 2004):	$f(x) = \text{MaxGr} \cdot \exp(-0.5 \cdot (\log(x/\text{Dopt})/\text{Ks})^2) + \varepsilon$

RESULTS:

Stem traits—There is a clear relationship between heartwood diameter (HWd) and DBH. This relationship is better explained by a hyperbolic function with a significant change of slope (0.73 to 1.11, Table 4) between 40 and 50 cm of DBH (Fig. 2A). All model parameters (Table 4) are highly significant except coefficients ‘a’ and ‘c’. The non-significance of parameter ‘c’ suggests that the change in slope is not gradual. Canham’s growth model is well adapted for both the relationship between both sapwood thickness (SWt) and DBH (Fig. 2B), and absolute growth rate (AGR) and DBH (Fig. 2C).

Table 4: Hyperbolic model applied on Heartwood diameter. Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (Sig; *: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001) are given for each coefficients.

Par.	Est.	SE	t	p-v.	Sig.
a1	-5.05041	2.60662	-1.938	0.0561	
b1	0.73500	0.07955	9.239	< 0,001	***
a2	-22.64673	2.96469	-7.639	< 0,001	***
b2	1.11057	0.04374	25.387	< 0,001	***
c	0.19334	2.82119	0.069	0.9455	

Table 5: Canham's growth model applied on SWt and AGR. Predicted variable (Pred. var.), Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (Sig; *: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001) are given for each coefficients.

Pred. var.	Par.	Est.	SE	t	p-v.	Sig.
SWt	MaxGr	7.062	0.23906	29.541	< 0,001	***
	Dopt	45.23	2.57507	17.566	< 0,001	***
	Ks	0.7828	0.09532	8.213	< 0,001	***
AGR	MaxGr	0.4117	0.0310	13.25	< 0,001	***
	Dopt	47.774	3.4352	13.91	< 0,001	***
	Ks	0.5419	0.1115	4.86	< 0,001	***

For both models, coefficients are highly significant (Table 5). SWt increases until DBH of 45.2cm and AGR increases until DBH of 47.8cm (Dopt parameter, Table 2). These observations are consistent with the observed slope change in the relationship HWD-DBH (Fig. 2A). Similar tendencies observed for SWt make 55% of SWt variation explainable by AGR (Appendix S3).

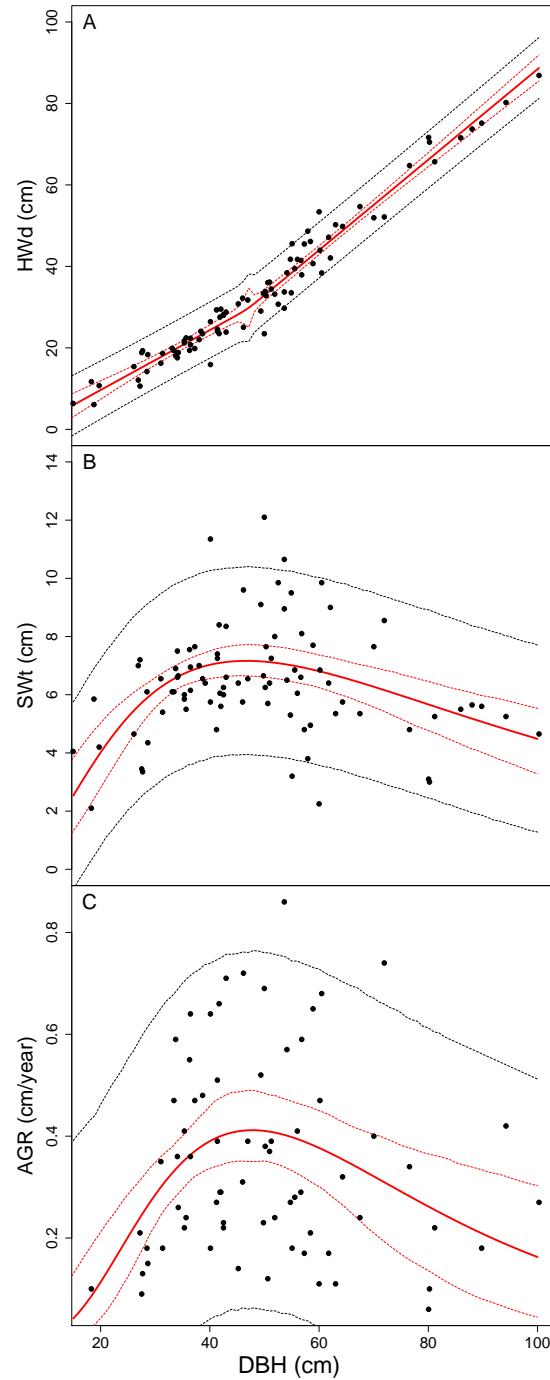


Fig. 2. HWd (A), SWt (B) and AGR (C) as function of DBH. Red solid lines represent the observed fit, red dashed lines represent confidence, black dashed lines represent prediction band. HWd against DBH (A) was fitted with hyperbolic function (N=88), SWt against DBH (B) was fitted with the Canham's growth function (N=88), as well as AGR against DBH (C) (N=71).

Tree structure and volumes—*D. guianensis* shows a classic height-diameter relationship (Fig. 3A), as explained by a log (DBH) linear model, suggesting a strong increase in height until DBH 30-40cm. After this, height growth continues at a slower rate.

The increase in number of reiterated branches (nARB) and living reiterated branches (nLRB) is non-linear in relation to DBH. Best regression lines for both these variables were obtained by fitting hyperbolic function to log(DBH), suggesting that the slope of the relationship

clearly changes during tree development (Fig. 3B): as before, this occurs between DBH 40-50cm. The first branch mortality event (Fig.3B, grey line) was at DBH 30cm. After this the number of dead reiterated branches (nDRB) increases with DBH. For DBH 40-50 cm, the nDRB is between 4 and 8. Trunk volume (Volt) increases rapidly in relation to DBH in the first phases of development, whereas crown stem volume (Volc) increases more slowly (Fig. 3C). Examination of log-log linear relationships (Table 6) reveals that the increase in Volc (slope coefficient value 3.58) is greater than the increase of Volt (slope coefficient value 2.38) in relation to DBH. However, the intercept coefficient is lower for Volc (-14.14) suggesting a delayed increase compared to Volt (-8.46). This result is consistent with our findings for height-DBH relationships, where the earlier increase in Volt corresponds with a strong height increase and the onset of the delayed increase in Volc is associated with the achievement of a minimal height increase leading to crown expansion, with increase of nARB or nLRB after 40-50cm of DBH.

Table 6: Log-log linear model applied on stem volume (ie. Trunk and crown). Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (Sig; *: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001) are given for each coefficients

Par.	Trunk ($R^2=0.96$)					Crown ($R^2=0.83$)				
	Est.	SE	t	p-v.	Sig.	Est.	SE	t	p-v.	Sig.
Intercept	-8.146	0.241	-33.67	< 0,001	***	-14.1393	0.8319	-17.00	< 0,001	***
log(DBH)	2.384	0.063	37.74	< 0,001	***	3.5779	0.2172	16.47	< 0,001	***

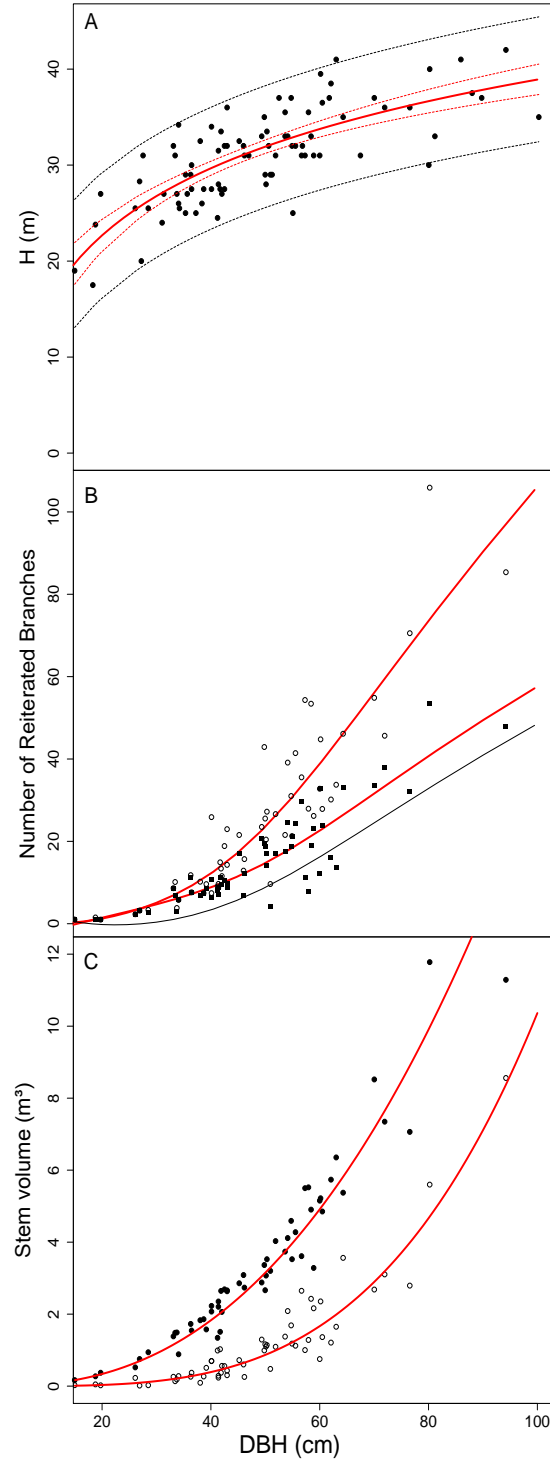


Fig. 3: Structural tree traits as function of DBH. H as function of DBH (A), red solid lines represent the observed fit between H and DBH ($H = 10.1 \cdot \log(\text{DBH}) - 7.5$, $p.v < 0.001$, $R^2 = 0.59$), red dashed lines represent confidence, and black dashed lines represent prediction band (N=88). nARB (open circles) and nLRB (black squares) (B), both fitted by the hyperbolic function with $\log(\text{DBH})$ and transformed to fit the arithmetic scale, grey line is the difference between both regression lines and represents the nDRB (N=59). Stem volume of trunk (solid circles) and crown (open circles) as a function of DBH (C), regressions curves from log-log linear regressions transformed to fit the arithmetic scale (Table 6) (N=59).

Link between structural tree traits and stem traits—The correlation matrix (Table 7) summarizes the significance and strength of the links between ‘stem traits’ and ‘structural traits’. We observed significant positive correlations between structural traits, especially between number of branches (i.e. nLRB, nDRB, and nARB). High nLRB is associated with high nDRB, and nDRB is positively correlated with Volc. The only structural variable which has negative correlations with others is the height/diameter ratio, which is strongly associated with both low crown (Volc) and trunk volume (Vot). Trunk height (Ht) and crown height (Hc) are positively correlated, whereas trunk height is positively and crown height negatively correlated with overall height. Within stem traits, significant correlations are poor. Confirming our first results, DBH correlates with heartwood diameter (HWd) but not with sapwood thickness (SWt). Absolute growth rate (AGR) positively correlates with SWt and negatively with HWd, although the latter correlation is less pronounced, and DBH, diameter under fork (DUF) correlates with HWd.

There are correlations between stem and structural traits. HWd correlates well with all structural variables and especially with number of branches (nLRB, nDRB) and stem volume (Volc and Vot). Both DBH and DUF correlate with structural trait. However, it is interesting to see that DUF is more strongly linked with Volc than DBH. We made sure to characterize the relationship between DBH and DUF according to ontogeny. The ratio DBH/DUF is a decreasing linear function of DBH ($\text{DBH/DUF} = -0.006 * \text{DBH} + 1.65$, $p.v. < 0.001$, $R^2 = 0.47$). DBH/DUF value moves toward 1 as trees increase in size: as tree become bigger, DUF reaches the same value as DBH. Thus, in small trees, trunks have conical shapes, expressed by the interception of the linear relationship (i.e. 1.65) mentioned above, which becomes gradually more cylindrical as the tree increases in size.

Both SWt and AGR are only correlated with structural traits involving reiterated branch mortality (i.e. pDRB, nDRB). Examination of the relationships between either AGR or SWt with pDRB and nDRB reveals that both variables are linear predictors of AGR, whereas they are good predictors of SWt only when used with Canham’s model (Appendix S4). In the latter case, values of pDRB or nDRB for which SWt is the thicker (i.e. for trees having 40-50 cm of DBH) are respectively 13.3 and 5.9.

Table 7: Correlation matrix between stem and structural traits. Significance of coefficients is given (*: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001). For abbreviations meaning, refer to Table 2.

Stem traits					Structural traits										
DBH	DUF	SWt	HWd	AGR	H.D	H	Ht	Hc	Volc	Volt	nARB	nLRB	pDRB	nDRB	
1	0.96***	-0.01	0.98***	-0.02	-0.85***	0.74***	0.12	-0.12	0.80***	0.92***	0.88***	0.87***	0.50***	0.73***	DBH
	1	-0.10	0.94***	-0.19	-0.81***	0.64***	-0.11	0.12	0.87***	0.88***	0.87***	0.86***	0.45***	0.71***	DUF
		1	-0.22*	0.80***	-0.07	0.14	-0.04	0.04	-0.15	-0.16	-0.22	0.02	-0.35**	-0.42**	SWt
			1	-0.20.	-0.80***	0.69***	0.13	-0.12	0.84***	0.95***	0.91***	0.84	0.57***	0.81***	HWd
				1	0.02	0.07	-0.21	0.21	-0.10	-0.23	-0.30.	-0.04	-0.60***	-0.48**	AGR
					1	-0.46***	-0.05	0.05.	-0.57***	-0.69***	-0.64***	-0.66	-0.42**	-0.50***	H/D
						1	0.52*	-0.51**	0.63***	0.78***	0.71***	0.70***	0.47***	0.59***	H
							1	-1.0**	0.01	0.37**	0.26**	0.12	0.43***	0.35**	Ht
								1	0.00	-0.36**	-0.26.	-0.11	-0.43	-0.34**	Hc
									1	0.86***	0.86***	0.89***	0.28*	0.67***	Volc
										1	0.93	0.87***	0.53***	0.82***	Volt
											1	0.90***	0.55***	0.91***	nARB
												1	0.23.	0.63***	nLRB
													1	0.75***	pDRB
														1	nDRB

Stem traits

Structural traits

Sapwood-heartwood profile in trunk and at crown base—Figure 4 compares variations in sapwood and heartwood amounts in 3 trees of different sizes to illustrate the ontogenical variations we have identified in sapwood and heartwood profiles. In small trees ($DBH < 30\text{cm}$) heartwood is concentrated at the trunk base and absent or only slightly present at the trunk top and crown base, and absent in the rest of the crown (Fig. 4A). In intermediate trees ($30 < DBH < 50\text{cm}$), heartwood is present in quantity throughout the trunk and present at crown base. However the importance of heartwood in crown stem cross-sections decreases sharply with height (Fig. 4B). In larger trees ($DBH > 50\text{cm}$) heartwood is the main component of the trunk and is substantially present in the crown (Fig. 4C). For all trees, reiterated branches never contain heartwood (Fig. 4). Another common characteristic, but especially visible in large or intermediate-sized trees, is the increased amount of sapwood just below the fork (Fig. 4 B and C) and at trunk base (Fig. 4B).

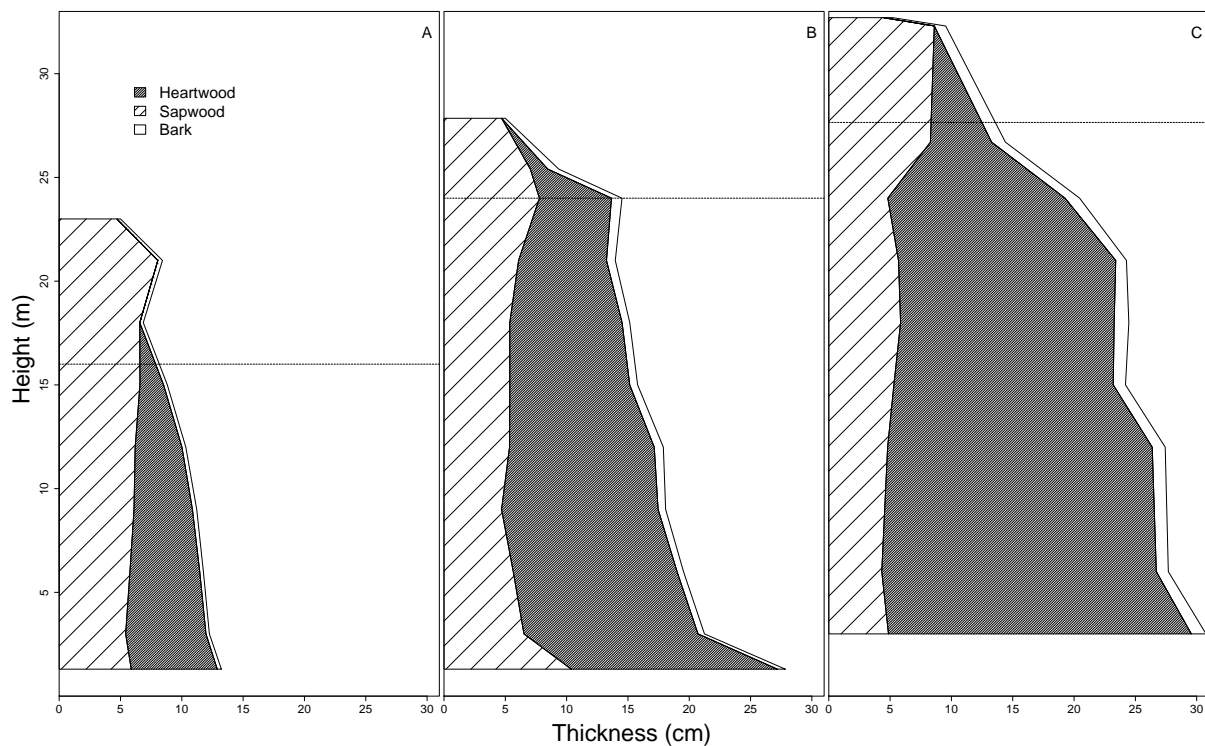


Fig. 4: Mean sapwood, heartwood and bark thickness tapering for three individuals of different sizes. Sapwood was intentionally drawn at the center to emphasize its variation throughout plant height and in relation to tree size. The dashed line symbolizes tree fork height.

Heartwood volume and DBH—Heartwood volume (HWv) in trunk is best fitted by hyperbolic function (Fig. 5, Table 8.), suggesting a change in slope between 40 and 55 cm of DBH. Increase of heartwood volume according to DBH, in larger trees ($DBH > 50\text{cm}$), is 4 times higher than in smaller trees (as expressed by coefficients values b_2 and b_1 , Table 8). Neither exponential function nor power function fits our data better than hyperbolic function. Thus, despite the non-significance of the coefficients of the hyperbolic function, due to a low number of sampled trees, it remains the most relevant. Moreover, the change of slope between heartwood diameter and DBH around 50 cm of DBH (Fig. 2) is associated with the

change in slope demonstrated between heartwood volume and DBH (Fig. 5), suggesting that the faster increase of heartwood diameter when trees reach DBH 50 cm reflects a fast increase of heartwood amount in the whole trunk.

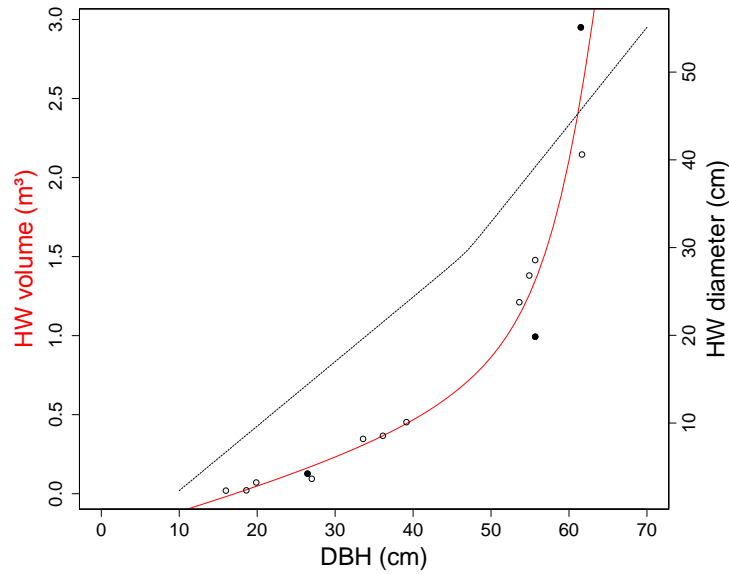


Fig. 5: Heartwood volume as a function of DBH. Red solid line is the better regression curves fitted with the hyperbolic function. Closed circles are the three individuals from figure 4. Black dashed line is the observed fit between heartwood diameter and DBH (Fig. 2).

Table 8: Hyperbolic model applied on Heartwood volume. Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (Sig; *: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001) are given for each coefficient.

Par.	Est.	SE	t	p.v	Sig.
a1	-0.38585	0.71862	-0.537	0.604	n.s
b1	-31.97749	0.04382	0.290	0.779	n.s
a2	0.01269	-0.087	-0.087	0.933	n.s
b2	0.53089	5.42877	0.098	0.924	n.s
c	-1.96729	20.00280	-0.098	0.924	n.s

DISCUSSION:

This is the first time to our knowledge that a tropical tree species has been both completely described and monitored for growth over 30 years. In tropical regions, despite successful studies (Détienne, 1995; Worbes, 2002; Nicolini et al., 2012), radial growth rate assessment using a retrospective approach based on growth ring measurement is often difficult (Jacoby, 1989; Gourlay, 1995; Wils et al., 2009) and involves tree destruction. It was thus necessary to develop a relatively simple and non-destructive method involving tree structure parameters in order to predict absolute growth rate and sapwood and heartwood amount.

The originality of this study has been to investigate structural traits, absolute growth rate and sapwood and heartwood profiles together, which are generally considered separately. Even if qualitative crown assessment proves to be efficient in predicting the absolute growth

rate and mortality of trees (Rutishauser et al., 2011), measurements of tree structure are rarely carried out (Van Pelt & Sillett, 2008; Sillett et al., 2010) due to methodological issues caused by tree size and stand density. The advantage of our method, which uses the skills of tree-climbers, is that it is non-destructive and allows us to monitor of tree structures and the reactions of trees to varying environmental conditions and climate change over time.

The positive link between growth rate and sapwood thickness—With our findings, Canham's model predicts the same optimal DBH value (~ 47 cm) for absolute growth rate and sapwood thickness. We found a significant relationship between sapwood thickness and absolute growth rate (Appendix S3). This result supports the positive relationships between absolute growth rate and sapwood amount identified in temperate and other tropical species (Busgen & Munch, 1929; Carrodus, 1972; Bamber, 1976; van der Sande et al., 2015). We identified the optimal diameter for both absolute growth rate and sapwood thickness as 14 cm higher than the value found by Hérault et al. (2011) for this species. This difference may be due to a difference in modeling method. In Hérault et al.'s study, trees smaller than 20cm diameter are over-represented compared to our own, which may have impacted estimation of coefficients.

The amount of sapwood and heartwood in trunks is the result of the joint effect of heartwood formation and absolute growth rate. One hypothesis is that the heartwood accretion rate is constant through tree development and that absolute growth rate manages sapwood amount. This finding is in agreement with those of Margolis et al. (1988) and Långström and Hellqvist (1991). However, heartwood formation can be also hypothesized as an active mechanism reducing sapwood amounts to optimum levels after absolute growth rate begins to decline, thus limiting expense of energy due to sapwood maintenance, which would confirm the hypothesis of Bamber (1976). Our results neither confirm nor contradict the hypothesis of a variable heartwood accumulation rate during tree life.

Van der Sande et al. (2015) speculate about the relationship between absolute growth rate and amount of sapwood. They suggest that sapwood amount is a driver of growth. They observed that tree species with fast growth have a short sapwood lifespan, but this observation was based on only three species. A cross-analysis of Tropix timber properties (Cirad, 2011) and GUYAFOR plots network databases (<http://www.ecofog.gf/spip.php?article364-shows>) no relationship between absolute growth rate and sapwood thickness at species level (Unpublished data). Absolute growth rate accounts for 55% of sapwood thickness variation, but 45% remain unaccounted for (discussed below).

Decreasing growth rate of trunk as a consequence of a shift in growth from trunk to crown during tree development—Besides the link between absolute growth rate and sapwood thickness our results suggests both that (1) the absence of a significant positive connection between absolute growth rate and crown structure (i.e. number of living branches, nLRB), and that (2) the shift in sapwood and heartwood amounts in trunks originates in a change in growth pattern during ontogeny. Absolute growth rate and sapwood thickness increase to their maximum value when the tree attains a DBH of 47 cm (Fig. 6). This first phase of development starts when trees achieve sufficient height to intercept light and allow them to expand their crown, and finishes when trees have a well

developed crown of 8-10 living reiterated branches. This optimal diameter is also when preferential allocation in radial growth versus height growth occurs (Hérault et al., 2011). However, we suggest that at this stage of development, trees have reached the canopy (~ 30m) as shown by the Crown Position index (100% of sampled trees diagnosed as CP3 or CP4). Thus, in our study, the optimal diameter means that height growth has been nearly completed and that trees possess a sufficient crown to sustain tree structure within the canopy.

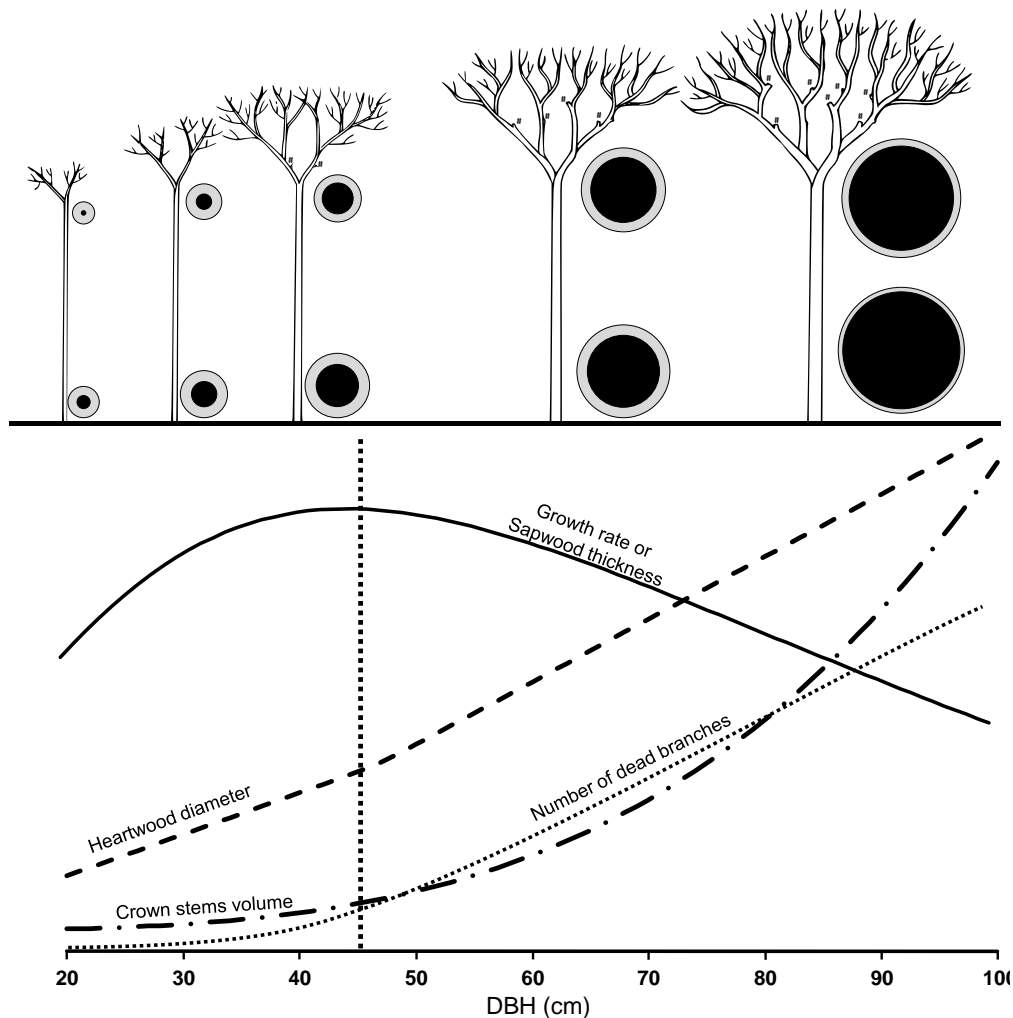


Fig. 6: Schematic summary of the relationships between sapwood / heartwood profile, growth and structural tree traits on the course of *Dicorynia guianensis* ontogeny. Wood discs and trees are drawn with respect to their relative dimensions. The lower and upper discs symbolize cross-section at breast height and under fork. Branches stumps (i.e. branch mortality events) are represented by '#'.

This stage of maximum absolute growth rate is also the stage by which trees have all experienced some events of reiterated branch mortality (nDRB) (Fig. 6). Indeed, our prediction of sapwood thickness involving the number of dead reiterated branches and Canham's growth curves show that the highest sapwood thickness value is reached for trees with 5 dead reiterated branches (Appendix S4). Reaching maximum annual growth rate or sapwood thickness depends on a minimal crown expansion illustrated by the first events of branch mortality (Fig. 3 and Fig. 6). In this way, reiterated branch mortality might be seen as

a measure of crown expansion. Fitting annual growth rate as a function of reiterated branch mortality would reinforce this hypothesis but the low number of small trees for which we have both structural and absolute growth rate measurements do not permit us more than a decreasing linear model (Appendix S4).

In our measurements of structural traits, the distinction between 'healed' and 'not-healed' branch stumps indicates a temporal dimension for branch mortality. Only 6 trees had 100% not-healed branch stumps, and all had a diameter at breast height of 30-60 cm (Data not shown). In larger trees (DBH >60cm) a range of both states of stump are represented (20-75% healed stumps) Thus, tree structure indicates both ancient and more recent branch mortality events within the same tree.

Reiterated branch mortality events appear to result from the self-thinning of the first formed reiterated branches gradually shaded by new branches formed in the upper crown or by neighboring trees. Branch mortality starts near the first reiteration fork and continues toward the upper crown (Fig. 6). This mode of crown expansion is consistent with the suggested preferential resources allocation to branches that are in more favorable positions (Henriksson, 2001).

This branch mortality process increases (Fig. 6) gradually within the crown and through development. Rutishauser et al. (2011) showed that a high degree of branch mortality, reflecting high degree of crown fragmentation, leads to declining absolute growth rate and in turn to tree death. Senescent trees are not able to replace living reiterated branches that were previously self-pruned or broken, leading to empty spaces within crown (i.e. fragmentation). Here, variables involving dead reiterated branches (i.e. pDRB, nDRB) are neither related to Main Branch mortality index (MB) (Kruskal Wallis test, $\chi^2=2.87$, df=3, p.v=0.41 and $\chi^2 = 4.718$, df=3, p.v=0.19) nor to Secondary Branches mortality index (SB) (Kruskal-Wallis test, $\chi^2=1.57$, df=3, p.v=0.67 and $\chi^2=4.98$, df=3, p.v= 0.17). So, we have not detected senescent trees in our sample. The negative correlation between pDRB or nDRB and absolute growth rate (Table 7) is an indirect link which results from the decrease in diameter growth at breast height in favor of crown expansion, which is illustrated by the positive correlation of crown volume (Volc) and number of living reiterated branches (nLRB), which simultaneously constrains trees to shed branches, resulting in a positive correlation between Volc and nDRB (Table 7). This hypothesis is supported by the stronger correlation between diameter under fork and Volc than between DBH and Volc. As the crown becomes more important, the trunk tends towards a cylindrical shape that results from a stronger increase of diameter under fork than DBH in large trees, in order to cope with the increasing mechanical stress exerted by the growing crown.

Therefore we believe that the decrease of absolute growth rate in trunks is not related to tree senescence, but rather to a change in growth allocation toward the growing crown and the higher part of the trunk. Our results for a tropical tree species are in agreement with previous studies for temperate tree species (Van Pelt & Sillett, 2008; Sillett et al., 2010). This raises the question of: how a tree can assure its mechanical status if the trunk does not increase in order to compensate for crown increase?

Current studies show that wood specific gravity in *D. guianensis* seems to follow the same radial (from pith to bark) pattern of variation as that in tropical pioneers (Wiemann and Williamson (1988); Williamson and Wiemann (2010)) and other hemi-tolerant species

(Lehnebach, 2015b). Moreover, wood specific gravity in the crown is lower than in the trunk (Lehnebach, 2015b). We suppose that combination of both high density wood under the bark, the main contributor to the second moment of area in stem (Niklas, 1997), and lower density wood within the crown assures optimal tree mechanics.

The shift in reserves allocation from trunk toward crown sapwood—It seems logical that trees conserve sufficient sapwood to maintain hydraulic functions, since this function is vital for the organism. In our sampling, the minimum sapwood thickness was 2 cm, which corresponds with the range of conductive sapwood thicknesses recorded in other legume species from Mexico (Reyes-García et al., 2012). However, storage in the trunk is not vital for the plant, so this function could be preferentially located in another part of the plant.

We suppose that during tree development water and carbohydrates storage concentrates gradually in the upper part of the tree. Our results for the ontogenetic change in sapwood and heartwood proportions are consistent with this pattern and have also been observed in a temperate oak species, *Quercus petraea* (Hatsch, 1997).

In small trees (DBH < 25cm), sapwood is important all along the trunk. As trees become larger sapwood at breast height decreases gradually, but remains important in the upper part of the trunk. Between these two phases, reserves in trees are concentrated in the upper part of the trunk and in the crown. In even larger trees (DBH > 50 cm) growth is concentrated in crown expansion. Sapwood volume in the crown increases, and decreases in the upper part of the trunk as heartwood volume dramatically increases in the trunk. So, in small trees, wood used for storage is spread throughout the structure of the tree whereas in bigger trees it is concentrated in the upper part of the trunk and in the crown. We suppose that this amount of sapwood is sufficient to store water and carbohydrates and trunk sapwood is converted into heartwood. Recent findings show that the natural durability of *D. guianensis* trunk sapwood is higher in bigger trees, suggesting a decreasing palatability with size expected by decreasing carbohydrates content with size (Lehnebach, 2015a). Our findings confirm the importance of the crown as a reserve for carbohydrates (Barbaroux et al., 2003) and water (Schulze et al., 1985; Cermak et al., 2007).

Moreover, this hypothesis would be supported by tree economics. It would be more economical for the tree to store reserves in the crown. The cost of transport of newly formed carbohydrates from leaves would be lower if they are stored in the crown rather than in the trunk. Similarly, if the plant needs to mobilize its reserves to replace shed branches during crown expansion, this will be less expensive and more efficient if they are stored within the crown.

However, whatever tree size, a considerable amount of sapwood remains locally concentrated at the trunk base and just under the first fork. The tree may conserve these wood volumes as 'living' wood (sapwood), in order to keep reserves available for re-growth 'die-back' (Kile et al., 1981), and the development of epicormic shoots (Nicolini et al., 2003) following accidental damage caused by the fall of neighboring tree or branches.

On the possible deviance from the mean ontogenetic trajectory and its effect on absolute growth rate and sapwood amount—We highlighted a mean growth scenario based on mean stem and tree traits and their variations during ontogeny. However, we expect that this mean growth scenario may be modified by different factors. A shift in growth pattern is

strongly linked with tree crown establishment and the appearance of first reiterated branches. If the reiteration process begins earlier in the tree's life, we would expect that growth pattern shift from trunk to crown would begin earlier as well. Well-developed trees in our sampling with the shortest trunks also have a greater crown volume (Volc), and a lower growth rate and sapwood thickness than other trees from the same DBH range. In these individuals, investment in crown growth might have started earlier. Indeed, if the canopy height in a particular site is lower than in another site, we would expect a shorter phase of height growth, a lower trunk height, and an earlier shift in growth from trunk to crown. In this way, the neighborhood of a tree may impact its allometrical trajectory. Others important factor are species life history traits. *D. guianensis* is a semi-shade tolerant species, capable to growth slowly in the understory or faster in clearings (Favrichon, 1994). Thus, we might expect that trees growing slowly in the understory will not be able to produce and store many carbohydrates due to low levels of photosynthesis, and for the same reason will not be able to meet the high respiratory demands of the maintenance of a considerable amount of sapwood, leading to a faster shift from sapwood to heartwood. This last consideration could explain differences in sapwood and heartwood amounts of two trees exhibiting the same structural traits values, but having grown in environments with contrasting light availability, and is consistent with the dependence of sapwood growth on allocation principles (Schippers et al., 2015).

Perspectives for future research—All these results suggests that radial tree growth and variations in sapwood-heartwood amounts may never been fully understood without taking into account tree structure and environmental effects during ontogeny.

We encourage researchers to study trees in their integrity by endeavoring to think about tree growth in terms of biomass increments, as has been the case the case in some recent studies (Sillett et al., 2010; Stephenson et al., 2014; van der Sande et al., 2015), representing an absolute measure of growth, not to mention the positive impact on the actual estimation of above-ground biomass (Chave et al., 2014).

Moreover, the joint use of tree structure and demographic parameters such as growth might significantly improve the understanding of complex ecological process, such as tree mortality in tropical forests (Aubry-Kientz et al., 2013).

Heartwood formation and branch mortality are two developmental processes which optimize tree economics, avoiding the preservation of tissues (i.e. inner sapwood) or structures (e.g. unlighted branches) energetically expensive to maintain and/or inefficient. Taking into account both processes may improve the understanding of tree growth trajectories.

Regarding tree economics, one question emerges: does the shift from sapwood to heartwood favor tree economics? It is generally accepted that heartwood formation decrease respiration costs by decreasing sapwood amount. Nevertheless, as posited by Taylor et al. (2002) there is no evidence that heartwood formation is less energetically expensive than sapwood maintenance. This question is particularly relevant for complex decay resistance strategies. Amusant et al. (2014) demonstrated that 3 species achieve the same resistance to decay by fungi through (1) high production of extractive compounds, (2) medium production of extractives fixed to the cell wall or (3) weak production of extractives active against fungi. It is likely that the investment in a high production of extractives requires more energy and thus more stored material than other strategies involving relatively low extractives content

investment. Taking this into account, heartwood formation strategies may impact sapwood amounts in trees, in turn impacting other sapwood functions, and finally whole-tree functioning. Disentangling the growth process and carbon allocation in trees (Epron et al., 2012) requires pluri-disciplinary researches involving physiology, tree architecture, biochemistry, and an integrated approach to the multi-functional aspect of wood.

CONCLUSION:

This study highlights the importance of accounting for ontogenetic changes in tree growth. Having done so, the effects of environment and climate change on demographic processes such as growth and mortality can be much more effectively isolated. An understanding of the principles of tree biomass allocation and the internal dynamics between sapwood and heartwood should both enable better estimates of carbon stocks and their dynamics and improved estimation profitability of a standing tree.

LITERATURE CITED:

- AMUSANT, N., NIGG, M., THIBAUT, B., & BEAUCHENE, J. 2014. Diversity of decay resistance strategies of durable tropical woods species: Bocoa prouacensis Aublet, Vouacapoua americana Aublet, Inga alba (Sw.) Wild. *International Biodeterioration & Biodegradation* 94: 103-108.
- AMUSANT, N., BEAUCHENE, J., FOURNIER, M., JANIN, G., & THEVENON, M.-F. 2004. Decay resistance in Dicorynia guianensis Amsh.: analysis of inter-tree and intra-tree variability and relations with wood colour. *Annals of forest science* 61: 373-380.
- AUBRY-KIENTZ, M., HÉRAULT, B., AYOTTE-TRÉPANIER, C., BARALOTO, C., & ROSSI, V. 2013. Toward Trait-Based Mortality Models for Tropical Forests. *PLoS ONE* 8: e63678.
- BAMBER, R.K. 1976. Heartwood, its function and formation. *Wood Science and Technology* 10: 1-8.
- BAMBER, R.K. & HUMPHREYS, F.R. 1965. Variations in sapwood starch levels in some australian forest species. *Australian Forestry* 29: 15-23.
- BAMBER, R.K. & FUKAZAWA, K. 1985. Sapwood and heartwood: a review. *Forestry abstracts* 46: 567-580.
- BARBAROUX, C., BRÉDA, N., & DUFRÊNE, E. 2003. Distribution of above-ground and below-ground carbohydrate reserves in adult trees of two contrasting broad-leaved species (Quercus petraea and Fagus sylvatica). *New Phytologist* 157: 605-615.
- BODDY, L. 1992. Microenvironmental Aspects of Xylem Defenses to Wood Decay Fungi. In R. Blanchette AND A. Biggs [eds.], *Defense Mechanisms of Woody Plants Against Fungi*, Springer Series in Wood Science, 96-132. Springer Berlin Heidelberg.
- BRESHEARS, D.D., MYERS, O.B., MEYER, C.W., BARNES, F.J., ZOU, C.B., ALLEN, C.D., MCDOWELL, N.G., et al. 2008. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7: 185-189.
- BRUNAU, O., DEMENOIS, J., LECOEUR, N., & GUITET, S. 2009. Directive Regionale d'Aménagement Nord Guyane. Office National des Forêts, Cayenne, French Guiana.
- BUSGEN, M. & MUNCH, E. 1929. The Structure and Life of Forest Trees. Chapman & Hall.
- CANHAM, C.D., LEPAGE, P.T., & COATES, K.D. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 778-787.

- CARBONE, M.S., CZIMCZIK, C.I., KEENAN, T.F., MURAKAMI, P.F., PEDERSON, N., SCHABERG, P.G., XU, X., et al. 2013. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. *New Phytologist* 200: 1145-1155.
- CARRODUS, B.B. 1972. Variability in the proportion of heartwood formed in woody stems. *New Phytologist* 71: 713-718.
- CERMAK, J., KUCERA, J., BAUERLE, W.L., PHILLIPS, N., & HINCKLEY, T.M. 2007. Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiol* 27: 181-198.
- CHAVE, J., RÉJOU-MÉCHAIN, M., BÚRQUEZ, A., CHIDUMAYO, E., COLGAN, M.S., DELITTI, W.B.C., DUQUE, A., et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20: 3177-3190.
- CIRAD. 2011. Tropix 7, Caractéristiques technologiques de 245 essences tropicales et tempérées, v.7.2.0. Available from: <http://ur-bois-tropicaux.cirad.fr/>.
- CLARK, J.S., BELL, D.M., HERSH, M.H., KWIT, M.C., MORAN, E., SALK, C., STINE, A., et al. 2011. Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters* 14: 1273-1287.
- DAWKINS, H.C. 1958. *The Management of Natural Tropical High-Forest with Special Reference to Uganda*. 155 p. Imperial Forestry Institute, Oxford.
- DETIENNE, P. 1995. Nature et périodicité des cernes dans quelques bois guyanais. *Bois et Forêts des Tropiques* 243: 65-75.
- EPRON, D., NOUVELLON, Y., & RYAN, M.G. 2012. Introduction to the invited issue on carbon allocation of trees and forests. *Tree Physiology* 32: 639-643.
- FAUSET, S., JOHNSON, M.O., GLOOR, M., BAKER, T.R., MONTEAGUDO M, A., BRIENEN, R.J.W., FELDPAUSCH, T.R., et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun* 6.
- FAVRICHON, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'écologie* 49: 379-403.
- FREY-WYSSLING, A. & BOSSHARD, A.A. 1959. Cytology of the ray cells in sapwood and heartwood. *Holzforschung* 13: 129-137.
- GARTNER, B.L. 1995. 6 - Patterns of Xylem Variation within a Tree and Their Hydraulic and Mechanical Consequences. In B. L. Gartner [ed.], *Plant Stems*, 125-149. Academic Press, San Diego.
- GODIN, C. & CARAGLIO, Y. 1998. A Multiscale Model of Plant Topological Structures. *Journal of Theoretical Biology* 191: 1-46.
- GODIN, C., COSTES, E., & CARAGLIO, Y. 1997. Exploring plant topology structure with the AMAPmod software : an outline. *Silva Fennica* 31: 355-366.
- GOLDSTEIN, G., ANDRADE, J.L., MEINZER, F.C., HOLBROOK, N.M., CAVELIER, J., JACKSON, P., & CELIS, A. 1998. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 21: 397-406.
- GOURLAY, I.D. 1995. The Definition of Seasonal Growth Zones in Some African Acacia Species - A Review. *IAWA Journal* 16: 353-359.
- GOURLET-FLEURY, S., GUEHL, J.M., & LAROUSSINIE, O. 2004. Ecology & management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Paris.
- HARREL, F.E.J. 2014. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.14-3. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=Hmisc>.
- HART, J. & JOHNSON, K. 1970. Production of decay-resistant sapwood in response to injury. *Wood Science and Technology* 4: 267-272.

- HATSCH, E. 1997. Répartition de l'Aubier et acquisition de la forme de la tige chez le chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt) Liebl) : Analyse, modélisation et relation avec le développement du houppier. Thèse présentée pour l'obtention du diplôme de doctorat de l'ENGREF en Sciences forestières, Paris, France.
- HENRIKSSON, J. 2001. Differential shading of branches or whole trees: survival, growth, and reproduction. *Oecologia* 126: 482-486.
- HÉRAULT, B., BACHELOT, B., POORTER, L., ROSSI, V., BONGERS, F., CHAVE, J., PAINE, C.E.T., et al. 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology* 99: 1431-1440.
- HILLIS, W.E. 1987. *Heartwood and tree exudates*. Springer-Verlag.
- HOLBROOK, N.M. 1995. Stem water storage. In B. L. Gartner [ed.], *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology*, 151-174. Academic Press, San Diego.
- IAWA., I.A.O.W.A. 1964. *Multilingual Glossary of Terms Used in Wood Anatomy*. 186 p. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordis Winterthur, Switzerland.
- JACOBY, G.C. 1989. Overview of Tree-Ring Analysis in Tropical Regions. *IAWA Journal* 10: 99-108.
- KAMPE, A. & MAGEL, E. 2013. New Insights into Heartwood and Heartwood Formation. In J. Fromm [ed.], *Cellular Aspects of Wood Formation*, vol. 20, *Plant Cell Monographs*, 71-95. Springer Berlin Heidelberg.
- KILE, G., TUMBULL, C., & PODGER, F. 1981. Effect of 'Regrowth Dieback' on some properties of *Eucalyptus obliqua* trees. *Australian Journal for Research* 11: 55-62.
- KOEPPEN, R.C. 1967. Revision of dicorynia (Cassieae, Caesalpiniaceae) *Brittonia* 19: 42-61.
- LÅNGSTRÖM, B. & HELLQVIST, C. 1991. Effects of different pruning regimes on growth and sapwood area of Scots pine. *Forest Ecology and Management* 44: 239-254.
- LEHNEBACH, R. 2015a. Variabilité ontogénique du profil ligneux chez les Légumineuses de Guyane Française. PhD Thesis, Université de Montpellier, Montpellier, France.
- LEHNEBACH, R. 2015b. Wood variations within tree trunk: the case study of Legumes representatives in French Guiana, *Wood Science Underpinning Tropical Forest Ecology and Management*, Tervuren, Belgium.
- MARGOLIS, H.A., GAGNON, R.R., POTHIER, D., & PINEAU, M. 1988. The adjustment of growth, sapwood area, heartwood area, and sapwood saturated permeability of balsam fir after different intensities of pruning. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 723-727.
- MCDOWELL, N., POCKMAN, W.T., ALLEN, C.D., BRESHEARS, D.D., COBB, N., KOLBOLB, T., PLAUT, J., et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist* 178: 719-739.
- MEINZER, F.C., JAMES, S.A., & GOLDSTEIN, G. 2004. Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiol* 24: 901-909.
- MEINZER, F.C., LACHENBRUCH, B., & DAWSON, T.E. 2011. *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*. Springer, Netherlands.
- MEINZER, F.C., JAMES, S.A., GOLDSTEIN, G., & WOODRUFF, D. 2003. Whole-tree water transport scales with sapwood capacitance in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment* 26: 1147-1155.
- MEINZER, F.C., WOODRUFF, D.R., DOMECH, J.C., GOLDSTEIN, G., CAMPANELLO, P.I., GATTI, M.G., & VILLALOBOS-VEGA, R. 2008. Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia* 156: 31-41.
- MORATAYA, R., GALLOWAY, G., BERNINGER, F., & KANNINEN, M. 1999. Foliage biomass - sapwood (area and volume) relationships of *Tectona grandis* L.F. and *Gmelina arborea* Roxb.: silvicultural implications. *Forest Ecology and Management* 113: 231-239.

- NICOLINI, E., CARAGLIO, Y., PÉLISSIER, R., LEROY, C., & ROGGY, J.C. 2003. Epicormic Branches: a Growth Indicator for the Tropical Forest Tree, *Dicorynia guianensis* Amshoff (Caesalpiniaceae). *Ann Bot* 92: 97-105.
- NICOLINI, E., BEAUCHENE, J., LEUDET DE LA VALLEE, B., RUELLE, J., MANGENET, T., & HEURET, P. 2012. Dating branch growth units in a tropical tree using morphological and anatomical markers: the case of *Parkia velutina* Benoist (Mimosoideae). *Annals of forest science* 69: 543-555.
- NIKLAS, K.J. 1997. Mechanical Properties of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) Wood. Size- and Age-dependent Variations in Sap- and Heartwood. *Ann Bot* 79: 265-272.
- POORTER, L. & BONGERS, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.
- R-CORE-TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- REYES-GARCÍA, C., ANDRADE, J., SIMÁ, J.L., US-SANTAMARÍA, R., & JACKSON, P. 2012. Sapwood to heartwood ratio affects whole-tree water use in dry forest legume and non-legume trees. *Trees* 26: 1317-1330.
- RICHARDSON, A.D., CARBONE, M.S., KEENAN, T.F., CZIMCZIK, C.I., HOLLINGER, D.Y., MURAKAMI, P., SCHABERG, P.G., et al. 2013. Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* 197: 850-861.
- RICHARDSON, A.D., CARBONE, M.S., HUGGETT, B.A., FURZE, M.E., CZIMCZIK, C.I., WALKER, J.C., XU, X., et al. 2015. Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. *New Phytologist* 206: 590-597.
- RUTISHAUSER, E., BARTHÉLÉMY, D., BLANC, L., & NICOLINI, E.-A. 2011. Crown fragmentation assessment in tropical trees: Method, insights and perspectives. *Forest Ecology and Management* 261: 400-407.
- SABATIER, D. & PREVOST, M.F. 1990. Quelques données sur la composition floristique, et la diversité des peuplements forestiers de guyane française. *Bois et Forêts des Tropiques* 219.
- SCHIPPERS, P., VLAM, M., ZUIDEMA, P.A., & STERCK, F. 2015. Sapwood allocation in tropical trees: a test of hypotheses. *Functional Plant Biology* 42: 697-709.
- SCHOLZ, F.G., BUCCI, S.J., GOLDSTEIN, G., MEINZER, F.C., FRANCO, A.C., & MIRALLES-WILHELM, F. 2007. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant Cell Environ* 30: 236-248.
- SCHULZE, E.D., ČERMÁK, J., MATYSSEK, M., PENKA, M., ZIMMERMANN, R., VASÍČEK, F., GRIES, W., et al. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees — a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66: 475-483.
- SCHUTZ, A.N., BOND, W., & CRAMER, M. 2011. Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting *Acacia* saplings in an African savanna. *Plant Ecology* 212: 2047-2055.
- SILLETT, S.C., VAN PELT, R., KOCH, G.W., AMBROSE, A.R., CARROLL, A.L., ANTOINE, M.E., & MIFSUD, B.M. 2010. Increasing wood production through old age in tall trees. *Forest Ecology and Management* 259: 976-994.
- SPICER, R. 2005. Senescence in Secondary Xylem: Heartwood Formation as an Active Developmental Program. In N. M. H. A. Zwieniecki [ed.], *Vascular Transport in Plants*, 457-IX. Academic Press, Burlington.
- SPICER, R. & GARTNER, B.L. 2001. The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood. *Trees* 15: 222-229.

- SPICER, R. & HOLBROOK, N.M. 2005. Within-stem oxygen concentration and sap flow in four temperate tree species: does long-lived xylem parenchyma experience hypoxia? *Plant, Cell & Environment* 28: 192-201.
- STEPHENSON, N.L., DAS, A.J., CONDIT, R., RUSSO, S.E., BAKER, P.J., BECKMAN, N.G., COOMES, D.A., et al. 2014. Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature* 507: 90-93.
- TAYLOR, A.M., GARTNER, B.L., & MORRELL, J.J. 2002. Heartwood Formation and Natural Durability - A Review. *Wood and Fiber Science* 34: 587-611.
- TER STEEGE, H., PITMAN, N.C.A., PHILLIPS, O.L., CHAVE, J., SABATIER, D., DUQUE, A., MOLINO, J.-F., et al. 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443: 444-447.
- TER STEEGE, H. & PITMAN, N.C.A. & SABATIER, D. & BARALOTO, C. & SALOMÃO, R.P. & GUEVARA, J.E. & PHILLIPS, O.L., et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342.
- TYREE, M. & YANG, S. 1990. Water-storage capacity of Thuja, Tsuga and Acer stems measured by dehydration isotherms. *Planta* 182: 420-426.
- VAN DER SANDE, M., ZUIDEMA, P., & STERCK, F. 2015. Explaining biomass growth of tropical canopy trees: the importance of sapwood. *Oecologia* 177: 1145-1155.
- VAN PELT, R. & SILLETT, S.C. 2008. Crown development of coastal *Pseudotsuga menziesii*, including a conceptual model for tall conifers. *Ecological Monographs* 78: 283-311.
- VANDERKLEIN, D.W. & REICH, P.B. 1999. The effect of defoliation intensity and history on photosynthesis, growth and carbon reserves of two conifers with contrasting leaf lifespans and growth habits. *New Phytologist* 144: 121-132.
- VARGAS, R., TRUMBOR, S.E., & ALLEN, M.F. 2009. Evidence of old carbon used to grow new fine roots in a tropical forest. *New Phytologist* 182: 710-718.
- WARTON, D.I., WRIGHT, I.J., FALSTER, D.S., & WESTOBY, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol. Rev.* 81: 259-291.
- WHITE, D.A. 1993. Relationships between foliar number and the cross-sectional areas of sapwood and annual rings in red oak (*Quercus rubra*) crowns. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1245-1251.
- WHITEHEAD, D., EDWARDS, W.R.N., & JARVIS, P.G. 1984. Conducting sapwood area, foliage area, and permeability in mature trees of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Canadian Journal of Forest Research* 14: 940-947.
- WIEMANN, M. & WILLIAMSON, G. 1988. Extreme Radial Changes in Wood Specific Gravity in Some Tropical Pioneers. *Wood and Fiber Science* 20: 344-349.
- WILLIAMSON, G.B. & WIEMANN, M.C. 2010. Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42: 590-597.
- WILS, T.H.G., ROBERTSON, I., ESHETU, Z., SASS-KLAASSEN, U.G.W., & KOPROWSKI, M. 2009. Periodicity of growth rings in *Juniperus procera* from Ethiopia inferred from crossdating and radiocarbon dating. *Dendrochronologia* 27: 45-58.
- WIRTH, C., GLEIXNER, G., & HEIMANN, M. 2009. *Old-Growth Forests: Function, Fate and Value*. Springer Berlin Heidelberg.
- WORBES, M. 2002. One hundred years of tree-ring research in the tropics – a brief history and an outlook to future challenges. *Dendrochronologia* 20: 217-231.
- WRIGHT, S.J., KITAJIMA, K., KRAFT, N.J.B., REICH, P.B., WRIGHT, I.J., BUNKER, D.E., CONDIT, R., et al. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664-3674.
- YANG, K.C. 1990. The ageing process of sapwood ray parenchyma cells in four woody species. PhD, University of British Columbia.

ZIMMERMANN, M.H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. p. 146. Springer-Verlag, Berlin.

Appendix SI. Estimation of sapwood-heartwood volume in trunk

'ImageJ' software and 'Radial grid' plugins were both used to estimate heartwood, sapwood and bark areas in wood discs collected from felled trees. Along 18 radii, each one separated from the other by 20°, we measured the length separating pith and heartwood-sapwood boundary, pith and cambium and the whole radius (see picture below). The successive following variables were computed as follows:

Cross sectional area (CSA): $CSA = \pi * (\text{mean radius})^2$

Wood area (Wa, sapwood + heartwood): $Wa = \pi * (\text{mean wood radius})^2$

Heartwood area (Hwa): $Hwa = \pi * (\text{mean HW radius})^2$

Bark area: $Ba = CSA - Wa$

Sapwood area: $Wa - Hwa$

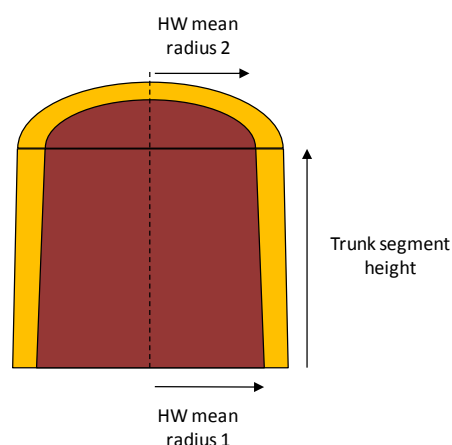
From these variables we calculated heartwood, sapwood and bark proportions (HWp, SWp, Bp) as the proportion of the CSA. Heartwood volume of each trunk segment (HWseg) separated by 2 collected wood discs was calculated as a truncate cone volume (see figure below), using the formula:

$HWseg = (\text{Trunk segment height} * (\pi/3)) * (HW\text{mean radius}_1^2 + HW\text{mean radius}_2^2 + HW\text{mean radius}_1 + HW\text{mean radius}_2)$

All HWseg values per trunk were added to calculate trunk heartwood volume.



Calculation of heartwood, sapwood and bark area using Image processing. The image shows position of 18 radii



Calculation of heartwood volume in a trunk segment considered as a truncate cone

Appendix S2. Estimation of number of dead reiterated branches (nDRB) per tree.

Estimation of shed branch diameters:

We collected 22 branch stumps (see picture below) belonging to 5 trees that were felled. Each stump was cut longitudinally, diameter (in cm) of the shed branch (D_{sb}) and stump diameter (in cm) (D_{stump}) were measured. This dataset was used to establish the following linear model relating D_{stump} to D_{sb} :

$$\text{Eq.1. } \log(D_{sb}) = a * \log(D_{stump}) + b$$



A branch stump in longitudinal section showing stump diameter (D_{stump}) (blue line) and shed branch diameter (D_{sb}) (purple line).

However, the predicted D_{sb} diameter corresponds to the diameter of a wood cylinder (i.e. without bark). Thus, we also collected 94 wood discs from crown of the felled trees, ranging from 2.5 to 32 cm of diameter, in which we selected 2 radii and calculated the mean wood radius (i.e. distance between pith and cambium) and the mean bark thickness per disc. This dataset was used to establish the following linear equation relating mean bark thickness (B_t) to mean stem wood radius (W_r) ($R^2=0.68$),

$$\text{Eq. 2. } \log(B_t) = a * \log(W_r) + b$$

which in turn allowed the calculation of a shed stem diameter including bark estimate (D_s),

$$\text{Eq. 3. } D_s = 2\exp(\log(B_t)) + \exp(\log(D_{sb}))$$

Eq. 1. was used to estimate $\log(D_{sb})$ of each stump. Then, $\log(D_{sb})/2$ was used in Eq. 2. to estimate $\log(B_t)$. Both, $\log(B_t)$ and $\log(D_{sb})$ were used in Eq. 3. to attribute a D_s value to the shed stem covered by each branch stump measured by tree climbers.

Estimation of the number of dead reiterated branches per stump and per tree:

The next step was to establish an allometric equation relating D_s to the number of dead reiterated branches. We selected, in the MTG dataset (see Materials and Methods), all branched systems from which we extracted stem diameter (D_{sb}) and the number of reiterated

branches (nRB) borne by this stem. We carefully selected branched systems without dead branches.

We collected 772 pairs of values and were able to establish the following polynomial model fitted by a generalized linear model with a Poisson error distribution (glm() function with R software):

$$\text{Eq. 4 } nRB = a D_{sb} + b D_{sb}^2 + c$$

In turn, equation Eq. 4. was used to attribute a number of dead reiterated branches borne by each shed stem.

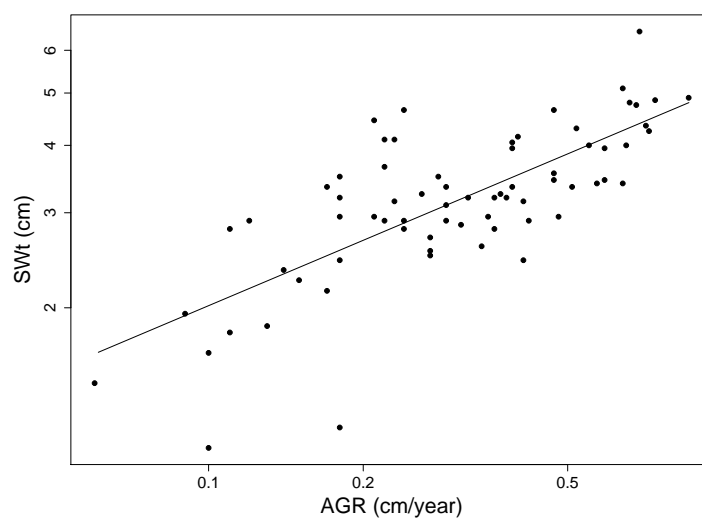
Given that equation Eq. 4. can provide a non-integer number of RB borne by a bigger stem, and that the sum of decimal fraction can be structurally significant at the tree scale (in terms of number of branches and branched systems), the decimal fraction was used to estimate an equivalent number of dead reiterated branches (DRB). For clarity of explanation, here is an example:

After using equations 1, 2 and 3, we get a number of RB borne by the dead branch, for example, equal to 2.8. This dead branch was bearing 2 RB and 0.8 RB. The integer fraction is equal to the 'true' number of dead branches measuring 10 cm diameter borne by a bigger branch. At the tree scale, the sum of all integer fractions is equal to the true number of dead branches measuring 10 cm (tnDRB).

To estimate the number of equivalent dead branches (eqnDRB) expressed by the decimal fraction of the value predicted by equation Eq. 4. (in this example, 0.8), we used the decimal value as the proportion of a stem area of 10 cm of diameter.

Thus, 0.8 RB corresponds to a branch sectional area of $0.8 \cdot (\pi \cdot 5^2) = 62.82 \text{ cm}^2$. To remain consistent with the estimated number of LRB (see materials and methods), any sectional area equal or greater to that of a branch of 8 cm of diameter (i.e. 50.26 cm^2) was taking into account. In our example, 62.82 being greater than 50.26, the stem area 62.82 cm^2 was kept. Afterwards, the sum of kept areas was calculated and divided by the sectional area of a stem of 10 cm of diameter, to obtain an equivalent number of dead reiterated branches per tree (eqnDRB). Thus the number of dead reiterated branches per tree (nDRB), used in this study is the sum of tnDRB and eqnDRB.

Appendix S3. Absolute growth rate explained by sapwood thickness

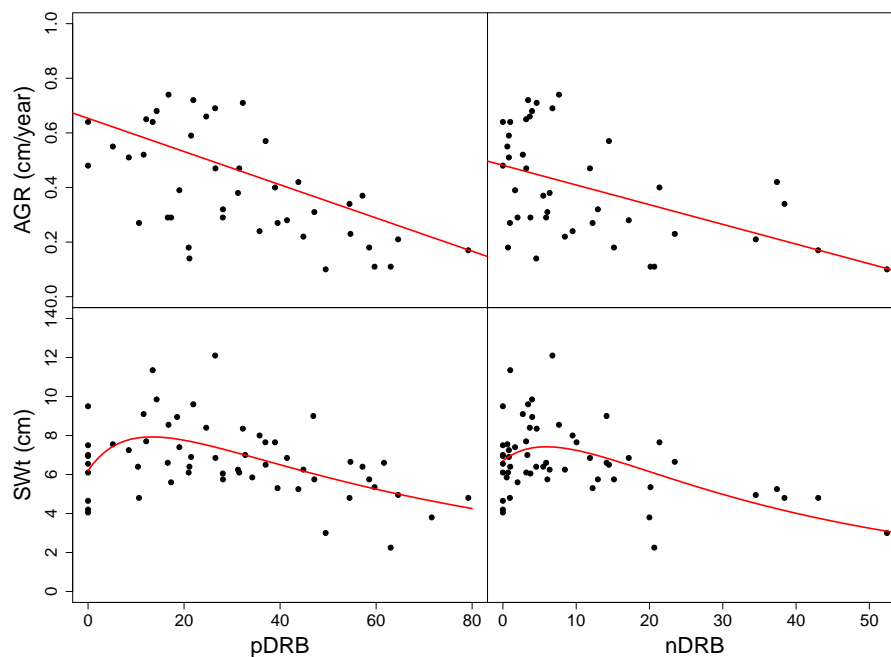


Sapwood thickness (SWt log transformed) as a function of absolute growth rate (AGR log transformed) ($R^2 = 0.55$). Model summary is presented in the following table.

Summary of the model explaining sapwood thickness (SWt log transformed) by absolute growth rate (AGR log transformed) Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (sig; : 0.05–0.01; : 0.01–0.001; : ≤ 0.001) are given for each coefficients. $R^2 = 0.55$

Par.	Est.	SE	t	P-v.	Sig.
Intercept	1.628	0.059	27.16	< 0,001	***
log(AGR)	0.402	0.044	9.04	< 0,001	***

Appendix S4. Absolute growth rate (AGR) and sapwood thickness (SWt) explained by the number and proportion of dead reiterated branches (pDRB and nDRB).



Best fit linking AGR and SWt to pDRB and nDRB. AGR is fitted by linear relationships, whereas SWt is fitted by Canham's growth model (Table below). SWt was fitted with $pDRB = pDRB + 10$ and $nDRB = nDRB + 10$, to avoid 0 values not allowed by the model. pDRB and nDRB values for which SWt is the highest correspond to Dopt -10 (see table below).

Canham's growth model explaining SWt using pDRB+10 and nDRB+10. Explaining variable (Exp. var.), Estimate (Est.), standard errors (SE), t and P values and significance levels (Sig; *: 0.05–0.01; **: 0.01–0.001; ***: ≤ 0.001) are given for each coefficients. Dopt parameter corresponds to the value of pDRB or nDRB for which SWt is the highest. (N=59)

Exp. Var.	Par.	Est.	SE	t	p.v	Sig.
pDRB	MaxGr	7.927	0.3568	22.214	< 0,001	***
	Dopt	23.34	1.9710	11.839	< 0,001	***
	Ks	1.2097	0.1482	8.163	< 0,001	***
nDRB	MaxGr	7.4220	0.03185	23.304	< 0,001	***
	Dopt	15.9177	1.6611	9.583	< 0,001	***
	Ks	15.9177	0.1825	5.654	< 0,001	***

CHAPITRE II : Le développement architectural et la qualité du bois : le cas de l'Angélique de Guyane

I. Introduction

La première partie de cette thèse a dressé le tableau de l'évolution de la quantité d'aubier dans le tronc en fonction de l'ontogénie de l'arbre. En plus de présenter des quantités d'aubier variable, l'Angélique présente aussi une grande variabilité de la durabilité naturelle de son duramen (Déon, 1980 ; Bonjour, 1996 ; Amusant *et al.*, 2004). L'accent sera donné sur l'étude des propriétés physiques et mécaniques (i.e. infradensité et élasticité) ainsi que technologiques (i.e. retrait, durabilité) en fonction de la position dans l'arbre et en fonction de l'ontogénèse tout en intégrant les effets liés à la duraminisation.

L'Angélique est une accumulatrice de biomasse importante à l'échelle Amazonienne (Fauset *et al.*, 2015) (voir Introduction générale). Il est donc d'un grand intérêt de comprendre les variations d'infradensité (ID) à l'échelle intraspécifique comme intra-individuelle. Et ainsi être capable de partitionner la variation attribuée à l'effet de l'individu et à celui de la position dans l'arbre. A ce jour, différents profil de variation d'ID ont été observés. Les essences pionnières présentent une augmentation d'ID le long du rayon (Wiemann & Williamson, 1988 ; 1989b) alors que celle de fin de succession présenteraient une ID décroissante du cœur vers l'écorce (Woodcock & Shier, 2002). Néanmoins, Nock *et al.* (2009) ont observé un gradient radial croissant chez *Vitex penduncularis* et *Azelia xylocarpa* deux essences à ID assez forte (0.65-1.00) et respectivement de milieu et de fin de succession. Les auteurs ont mis en avant l'importance de l'intégration de la plante entière et de l'histoire de vie des espèces comme la clé de compréhension des relations entre les variations radiales, la biomécanique et le statut successional des essences.

Au sujet de la variation verticale chez des espèces tropicales, la littérature est pauvre. Rueda & Williamson (1992) ont cependant étudié la variation verticale d'ID chez *Ochroma pyramidale* et ont constaté qu'elle augmente à cœur avec la hauteur, mais que sous écorce, elle est similaire quelle que soit la hauteur, excepté dans les parties basses du tronc, là où elle est légèrement plus faible. Les auteurs ont également émis l'hypothèse du 'time constant-model', suggérant que l'ID du bois mis en place au même moment est similaire quelle que soit la position considérée. L'Angélique étant une essence hémi-tolérante à tendance héliophile, on s'attend alors à observer un profil radial d'ID croissant. Néanmoins, sa capacité à pousser en milieu fermé comme ouvert (Forget, 1988) peut laisser place à des variations de profils de densité.

D'un point de vue technologique, il y a peu d'études qui prennent en compte les effets de la position dans l'arbre sur les propriétés technologiques (e.g. McLean *et al.* (2011)). Le retrait dimensionnel (la diminution d'une ou plusieurs dimensions du bois au cours du séchage) est également une propriété technologique très importante puisqu'elle va engendrer des déformations du produit en bois tout au long du processus de transformation. L'intensité du retrait est cependant moins problématique que les fortes différences de retrait entre différentes dimensions du bois (i.e. anisotropie du retrait) qui peuvent entraîner des

voilements et des fentes au cours du séchage (Fournier *et al.*, 2003). Qui plus est, l'étude du retrait dimensionnel dans un contexte ontogénétique est très intéressante puisque de par ses déterminismes multiples, il en devient une propriété intégratrice de traits/propriétés anatomiques, physiques et chimiques.

Les causes de la variabilité du retrait dimensionnel au séchage trouvent leurs origines à diverses échelles. D'un point de vue macro-anatomique, l'angle du fil a une influence, alors qu'au niveau cellulaire, l'épaisseur des parois, et par conséquent l'ID, ont un effet positif sur le retrait radial et tangentiel (Stamm, 1935; 1952). A l'échelle pariétale, les proportions relatives de lignine, cellulose et extractible ainsi que l'angle des microfibrilles (AMF) influencent le retrait. Un AMF faible et un AMF fort (30-40°) ont un effet positif respectivement sur le retrait transverse et sur le retrait longitudinal (Yamamoto *et al.*, 2001). Les métabolites infiltrent les pores de la paroi au moment de la duraminisation et par conséquent ont un effet sur le retrait (Yin *et al.*, 2015). Des essais sur des bois extraits et non extraits produisent des valeurs de retrait significativement différentes (Adamopoulos, 2002; Hernández, 2007). Par leurs liaisons avec la paroi, les extraits modifieraient la disponibilité des sites d'absorption de l'eau (Taylor, 1974; Kryla, 1980). Mais cet effet ne semble pas être unidirectionnel, puisqu'après l'extraction de métabolites différents chez différents *Eucalyptus*, Chafe (1986) a observé des effets positifs et négatifs sur le retrait, suggérant que la diversité des métabolites présent dans les parois cellulaires serait la source de réponses variées au séchage. Ainsi l'étude comparative du retrait dimensionnel du duramen et de l'aubier peut être indicatrice de la nature des molécules synthétisées lors de la duraminisation et par conséquent informatrice de la stratégie de duraminisation de l'espèce.

Chez l'Angélique, le retrait tangentiel, radial et volumique sont respectivement de 8.2, 5.1 et 13% (Cirad (2011)), ce qui correspond aux valeurs moyennes de retrait des essences commerciales (Walker *et al.*, 1993). L'anisotropie du retrait transverse de l'Angélique est donc relativement faible (i.e. $8.2/5.1 = 1.6$).

Ce chapitre vise également à caractériser le module d'élasticité spécifique (Module d'élasticité / densité) de l'Angélique depuis la moelle vers l'écorce, qui est une propriété décrivant la rigidité du matériau en s'affranchissant des effets liés à sa densité. Dans le cas du matériau bois, le module d'élasticité spécifique est un proxy de l'AMF.

Les objectifs de ce chapitre sont donc (1) la compréhension des sources de variation d'ID dans l'arbre et en fonction de l'ontogénèse ainsi que (2) la description des variations de propriétés technologiques tout en prenant en compte les effets de la présence d'extraits par la comparaison de l'aubier et du duramen.

II. Matériels et Méthodes

1. Sélection et description des arbres

Les arbres ont été abattus sur le site de Paracou, dans une forêt secondaire (Route Nationale 1, PK 98). La description des arbres a été effectuée de la même manière que dans le chapitre précédent.

2. Sélection des rondelles de bois et de la bille

A la suite de la description de l'arbre, une rondelle de bois a été prélevée à 1m30 (Figure 10). Pour les arbres à fort empatement, la rondelle a été prélevée à la hauteur la plus basse pour

laquelle la section du tronc a été jugée circulaire. Une rondelle de bois a ensuite été prélevée dans le tronc tous les 3m jusqu'en dessous de la fourche. Suivant la taille de l'arbre, 1 à 3 rondelles de bois ont été prélevées dans les branches de la couronne. Nous avons également collecté une bille de bois de 50 cm de long (Figure 10) provenant de la base du tronc en position inférieure de la première rondelle. Dans le cas d'arbre à fort empâtement, la bille de bois a été collectée en position supérieure de la première rondelle. Une marque à la griffe le long du tronc a permis de conserver l'alignement des rondelles de bois et de la bille.

3. Photographies des rondelles de bois

Toutes les rondelles de bois prélevées ont été photographiées avec un étalon d'échelle pour procéder à une analyse d'image afin de reconstituer le défilement des différents tissus dans l'arbre (Duramen, Aubier, Ecorce) (Résultats présentées dans le Chapitre I)

4. Débit des éprouvettes

Un plateau diamétral de la longueur de la bille a été extrait puis raboté à 5 cm d'épaisseur (Figure 10A2). Ce dernier a ensuite été divisé en deux parties de 8 cm et 30 cm de hauteur respectivement (Figure 10A3 et 4). Les éprouvettes de mesure du retrait dimensionnel et du module d'élasticité ont été repérées respectivement dans la première partie et la seconde partie, suivant le même alignement dans le plan tangentiel. La partie supérieure a ensuite été rabotée à 2 cm d'épaisseur et débitée tous les 2 cm dans le plan tangentiel. Chacune des faces des éprouvettes a ensuite été polie afin de garantir un état de surface optimal. La partie inférieure a été rabotée à 2.3 cm d'épaisseur puis débitée tous les 2.3 cm dans le plan tangentiel. Chacune des éprouvettes a ensuite été rabotée jusqu'à obtention d'une section carrée. Les rondelles basales, distales et médianes du tronc, ainsi que celles de la couronne, ont été sélectionnées pour les mesures de la variation radiale d'ID (Figure 10B1).

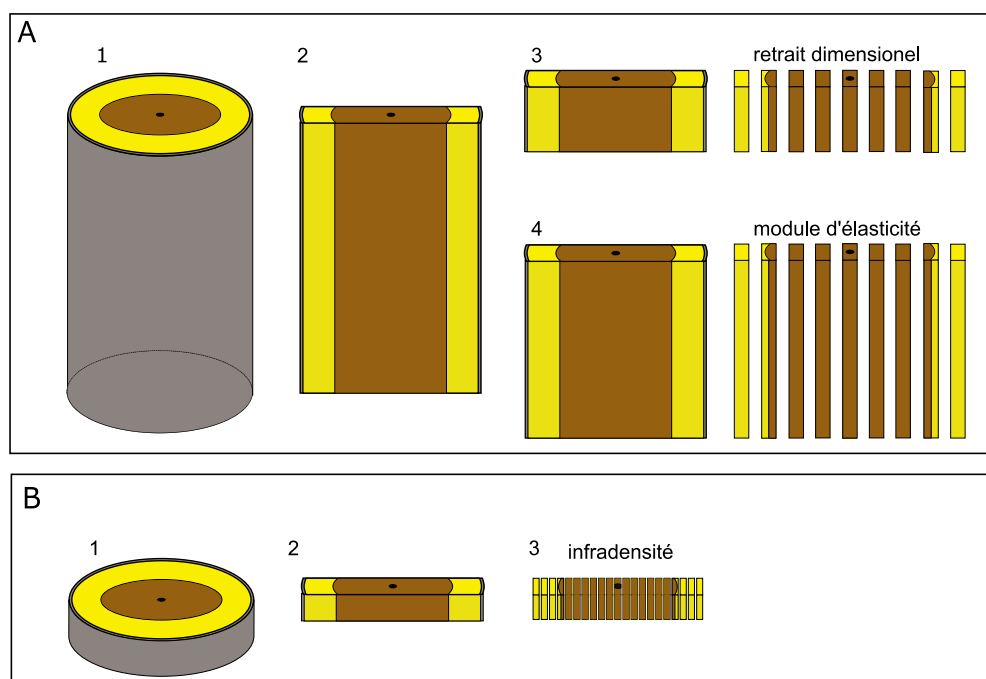


Figure 10 : Organigramme du débit des éprouvettes.
Voir explication paragraphe précédent (A), et paragraphe suivant (B).

5. Mesures

d. Mesure de l'infradensité (ID) et de l'humidité verte (HV)

Ce paragraphe est extrait et adapté de la fiche méthodologique rédigée par Julie Bossu.

Stockage des rondelles :

Le matériel est testé vert et doit donc rester dans les conditions d'humidité d'origine. Pour éviter que l'eau libre ne s'évapore pendant le transport, les rondelles une fois collectées, ont été immédiatement conditionnées dans des sacs plastiques individuels, résistants et placées de préférence dans un lieu ombragé. Les mesures ont été réalisées au plus vite après le prélèvement des rondelles (au maximum 24h après l'abattage)

Usinage des éprouvettes

De retour au laboratoire, chacune des rondelles a été rabotée. Un barreau radial passant par la marque de la griffe a ensuite été coupé à la scie à ruban (Figure 10B2). Les dimensions finales sont d'environ 3,5 cm x 2,5 cm (Tangentiel X Longitudinal). Les éprouvettes ont été obtenues par fendage longitudinal du barreau dans le plan longitudinal-tangentiel tous les 5mm (Figure 10B3). Pour les très grands barreaux, les éprouvettes ont été fendues tous les 1 cm dans les zones homogènes, et tous les 0.5 cm proche du cœur, sous écorce et dans la zone de transition aubier-duramen. Pour obtenir une éprouvette centrale incluant la moelle, les traits de découpe sont faits à partir du cœur et jusqu'à l'écorce. On numérote ensuite les éprouvettes depuis le côté griffé jusqu'à l'extrémité du barreau pour conserver la même orientation des rondelles prélevées sur le même arbre.

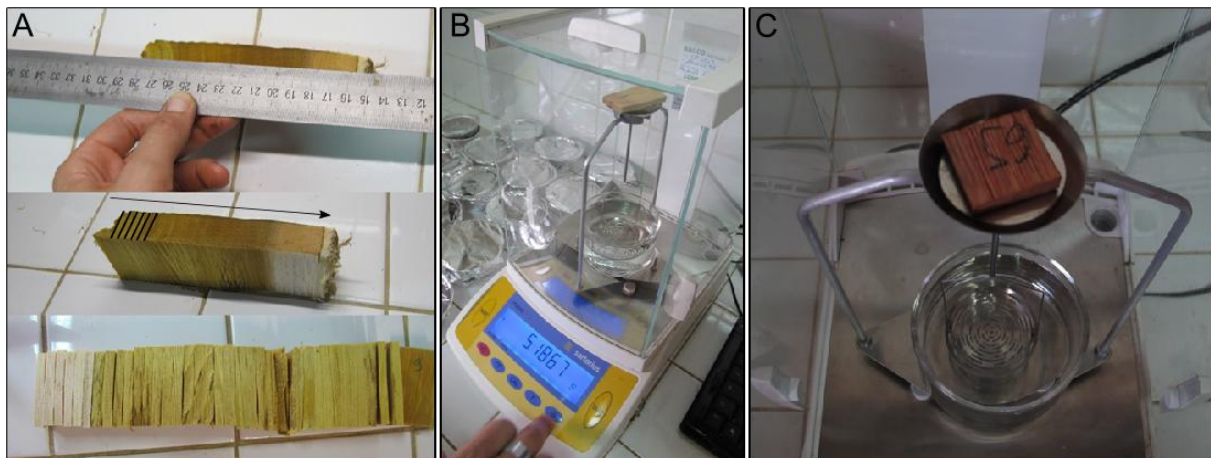


Figure 11 : Débit des éprouvettes d'ID et pesée de la masse verte.

(A) Positionnement de la moelle et marquage des traits de découpe (trait noirs) depuis la moelle vers l'écorce (flèche). (B et C) Pesée de la masse verte de l'éprouvette.

Mesures sur bois vert

Masse verte (Mv) : une simple pesée des éprouvettes à l'aide d'une balance Sartorius CP224S de précision 0,2 mg est effectuée immédiatement après la découpe par fendage (Figure 11). Le type de bois (aubier, duramen, moelle, écorce) de chaque éprouvette a été spécifié.

Le calcul du volume à partir des dimensions géométriques d'éprouvettes fendues est incertain. La méthode la plus précise est celle du déplacement de la masse d'eau (Williamson

& Wiemann, 2010a). De cette manière, le volume de l'éprouvette correspond à la différence entre M_v et la masse immergée saturée M_s .

Masse immergée saturée (M_s) : le kit de détermination de densité (Sartorius YDK) se compose d'une tige terminée par un panier à son extrémité plongée dans un bécher. L'ensemble, relié à la balance par un système d'arc boutant, permet de maintenir l'échantillon immergé sans qu'il ne touche ni la surface ni le bécher et permet ainsi de peser la masse immergée de l'échantillon (Figure 12). Le zéro de la balance a été fait avant peser le premier échantillon afin de ne pas prendre en compte la masse correspondant au volume d'eau déplacé par le panier et la portion de tige métallique immergée. Suivant que l'éprouvette flotte ou coule, nous avons utilisé respectivement une tige qui soutient l'échantillon ou qui le maintient sous l'eau (Figure 12A et B).



Figure 12 : Pesée de la masse immergée saturée.
L'utilisation d'un panier concave (A) ou convexe (B) permet de peser respectivement la masse immergée d'un échantillon qui coule ou qui flotte.

Séchage et mesures sur bois sec

Masse anhydre (M_0) : les éprouvettes ont ensuite été séchées dans une étuve (Memmert Type UNE) pendant 48H à 103°C, passé ce délai la masse anhydre (M_0) des éprouvettes est mesurée immédiatement après la sortie de l'étuve.

Calcul de l'infradensité, de l'humidité du bois vert et de l'humidité saturée théorique

Grâce aux mesures précédentes on calcule :

- (1) Le volume de l'échantillon, $Vol = M_v - M_s$
- (2) L'infradensité, $ID = M_0 / Vol$
- (3) Le taux d'humidité du bois vert, $H\%_v = (M_v - M_0) / M_0$
- (4) Le taux d'humidité saturé, $H\%_s = (1 / ID) - (1 / 1.5^1)$

NB : 1.5 est la valeur empirique de la densité de la paroi (Kollmann & Côté, 1984)

Calcul des taux et proportions d'eau, de gaz et de matière ligneuse

Les calculs des variables précédentes sont prérequis pour estimer les taux suivants :

(1) Le taux de cavité, $C\% = 1 - (ID / 1.5)$

(2) Le taux de gaz théorique est l'écart entre l'humidité saturée et l'humidité du bois vert rapporté à l'humidité saturée, $Gaz\% = (H\%_s - H\%_v) / H\%_s$

(3) Le taux d'eau correspond au taux d'humidité du bois vert rapporté à l'humidité maximale théorique, $Eau\% = H\%_v / H\%_s$

On peut ensuite calculer les proportions de chacun des constituants du bois :

(1) La proportion de gaz, $Gaz_p = Gaz\% * C\%$

(2) La proportion d'eau, $Eau_p = Eau\% * C\%$

(3) La proportion de matière ligneuse : $ML_p = ID / 1.5$

e. Retrait dimensionnel

Principe : La mesure du retrait dimensionnel consiste à quantifier les variations de dimensions (i.e. longueur dans les différents plans d'orthotropie) des éprouvettes au cours du séchage. Le séchage n'est pas continu, il se fait par palier à différents taux d'humidité d'équilibre du bois (HE), depuis une saturation en eau complète jusqu'à un état anhydre. Le passage d'un HE donné vers un autre HE donné n'est pas immédiat. Il faut attendre la stabilisation de l'échantillon avant de procéder à sa mesure. Pour un HE donné, la stabilisation est atteinte dès lors que la masse de l'éprouvette est stable. Cet état de stabilisation est donc apprécié par des pesées régulières de l'éprouvette : d'abord hebdomadaires, puis quotidiennes. La Table 2 présente les combinaisons d'humidité relative de l'air (HR) et de température appliquées aux échantillons permettant la stabilisation des échantillons pour un HE requis.

Table 2 : Description des combinaisons d'humidité relative de l'air (HR) et de température (T) du milieu de stabilisation des éprouvettes en lien avec le taux d'humidité en équilibre du bois (HE).

Le traitement 1 est effectué dans l'eau, les traitements 2,3 et 4, dans une enceinte climatique et le traitement 5, dans une étuve. Les durées de stabilisation sont spécifiques de l'essence considérée.

Traitement	HE(%)	HR(%)	T(°C)	Durée de stabilisation
1	Maximale	Eau liquide	Température de l'eau	~3-4 jours
2	18	90	55	~ 3 semaines
3	10	56	26	~ 2 semaines
4	5	29	55	~ 3 semaines
5	0	0	103	48h

Mesures : A l'issue de la stabilisation et pour chaque traitement, l'éprouvette a été mesurée dans ces 3 dimensions (i.e. radiale, tangentielle, longitudinale) (Figure 13), à l'aide de jauges de mesures (Mitutoyo ID-H0530 et 543401b) (Figure 14).

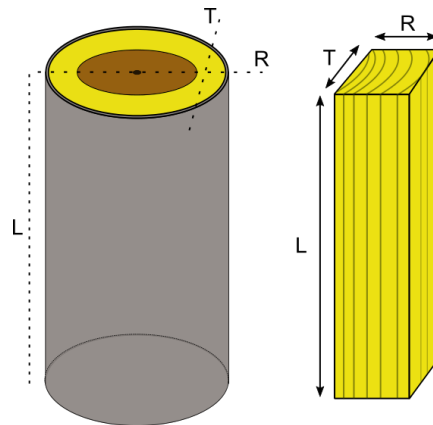


Figure 13 : Les plans d'une éprouvette de bois.

Le plans longitudinal (L) est parallèle aux fibres, le plan radial (R) est perpendiculaire et normal au cernes, le plan tangentiel (T) est perpendiculaire et tangent au cerne.

Le retrait est calculé en pourcentage de diminution de l'épaisseur (Ep.) considéré au cours du passage d'un état d'humidité d'équilibre (HEi) à un autre. 5 types de retraits ont été calculés :

Le retrait radial : $R_{rad} = (Ep. radiale_{i+1} * 100) / Ep. radiale_i$

Le retrait tangentiel : $R_{tan} = (Ep. tangentielle_{i+1} * 100) / Ep. tangentielle_i$

Le retrait longitudinal : $R_{lon} = (Ep. longitudinale_{i+1} * 100) / Ep. longitudinale_i$

Le retrait surfacique : $R_{RT} = (Ep. tangentielle_{i+1} + Ep. radiale_{i+1} * 100) / Ep. tangentielle_i + Ep. Radiale_i$

Le retrait volumique : $R_{vol} = ((Ep. tangentielle_{i+1} + Ep. radiale_{i+1} + Ep. longitudinale_{i+1}) * 100) / (Ep. tangentielle_i + Ep. radiale_i + Ep. longitudinale_i)$

Le coefficient d'anisotropie (Ani) du retrait transverse a également été calculé :

$$Ani = R_{tan} / R_{rad}.$$

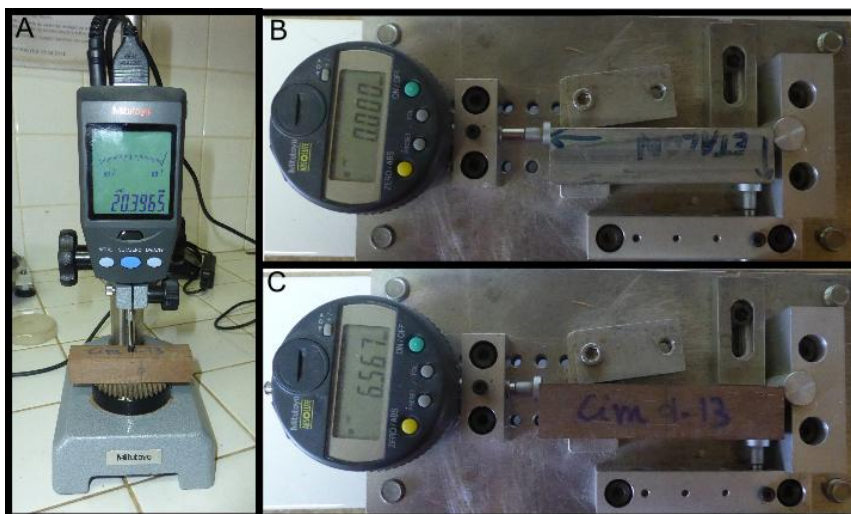


Figure 14 : Mesure des dimensions des éprouvettes de retrait.

Les jauges de mesures Mitutoyo servant à mesurer les dimensions radiales et tangentielles (A) ainsi que la dimension longitudinale (B et C). La référence de la dimension longitudinale est établie par un étalon en aluminium de 8cm de longueur.

f. Module d'élasticité

Le module d'élasticité a été estimé par la méthode BING® (Beam Identification by Non destructive Grading, <http://www.cirad.fr/innovation-expertise/produits-et-services/equipements-et-procedes/bing-r>). Il s'agit d'une méthode non destructive basée sur la théorie de la poutre (Euler & Bernouilli, Timoshenko) qui établit le lien entre les fréquences vibratoires d'un échantillon à géométrie régulière et ses propriétés mécaniques. Plus techniquement, la méthode consiste à appliquer une sollicitation impulsionnelle perpendiculaire à l'axe de l'échantillon (dans le cas d'un test en flexion) au niveau d'une de ses extrémités (Figure 15). Les ondes vibratoires sont propagées le long de l'échantillon qui repose sur deux élastiques de manière à ce que la propagation soit la plus libre possible. A l'autre extrémité de l'échantillon, un microphone enregistre les vibrations propagées et les transmet à un oscilloscope de précision (Pico Technology, PicoScope 3224). Les ondes sont ensuite transmises à un ordinateur. Le logiciel BING enregistre un signal numérique interprétable dans le domaine fréquentiel. Le traitement mathématique des fréquences du signal tenant compte des caractéristiques géométriques et de masse de l'échantillon, permet l'estimation de son module d'élasticité. Les résultats de cette partie sont disponibles en Annexe 3.



Figure 15 : Mesure du Module d'élasticité par la méthode BING.

L'échantillon à tester est posée sur deux élastiques accrochés à un portoir. La sollicitation est appliquée à une extrémité et perpendiculairement à l'axe de l'échantillon (flèche blanche). Le signal analogique est enregistré par le microphone puis transformé en signal numérique par l'oscilloscope (flèche noire).

g. Prédiction de la durabilité naturelle

La durabilité naturelle est généralement mesurée par des essais standardisés (décrits dans le prochain chapitre) de perte de masse (en % de la masse anhydre initiale de l'échantillon). Ces essais requièrent un temps d'expérimentation sur une durée minimale de 2 à 3 mois. Cependant la technologie spectroscopie NIRS (Near Infrared Spectroscopy) se révèle être un moyen efficace de prédiction des propriétés chimiques et mécanique du bois (Kelley *et al.*, 2004 ; Taylor *et al.*, 2008). Cette méthode est basée sur la reconnaissance des combinaisons de liaisons atomiques constitutives des molécules de l'échantillon dans le domaine du proche infrarouge générée par une diode laser. Les spectres couvrent une large gamme de longueur d'ondes du proche infrarouge (800-2500 nm) dont les valeurs d'absorbance sont utilisées en combinaison pour discriminer le trait d'intérêt. La prédiction par NIRS nécessite en amont

(1) une phase de calibration sur des échantillons couvrant la variabilité du trait, (2) une phase d'identification du jeu de longueurs d'ondes discriminante de la variable à prédire, (3) l'ajustement d'un modèle multi-variable basé sur le jeu de longueurs d'ondes et (4) la validation du modèle par validation croisée basée sur un jeu de données différent de celui utilisé pour l'établissement du modèle. Une fois que le modèle est établi et validé, il peut alors être utilisé pour prédire la propriété d'un autre échantillon.

Le modèle propre à l'Angélique, développé par Nadine Amusant, calibré sur 5 zones par arbre et sur 4 arbres, a été utilisé pour prédire la durabilité naturelle des échantillons récoltés.

Le modèle « Angélique » utilise 12 variables latentes (i.e. variables synthétiques des Variables mesurées) produites par une régression des moindres carrés partiels (PLS, 'Partial Least Squares regression'). La performance du modèle se mesure par le rapport de l'écart type du trait mesuré sur l'erreur standard de la validation croisée (i.e. 'Ratio of performance deviation', $RPD = SD / SECV$). Ici, la valeur du RPD est de 3.645, valeur traduisant une bonne performance du modèle dans le cas de matériaux de nature complexe comme le bois (Williams, 2014). La mesure est réalisée grâce à un scanner : les éprouvettes utilisées pour le BING ont été « scannées » à 3 reprises sur les faces longitudinales tangentielles. Les 3 spectres par éprouvettes ont été moyennés et utilisés pour prédire la perte de masse de l'échantillon (Figure 16).

La perte de masse n'est pas corrélée à la quantité d'extraits du bois à l'échelle interspécifique (Amusant *et al.*, 2014), mais sera considérée comme corrélée à la quantité d'extraits du bois à l'échelle intraspécifique, en faisant l'hypothèse que l'essence en question produit le même cortège de molécules quel que soit l'individu, et qu'une concentration plus importante de ces molécules aura un effet antifongique ou astringent plus important.



Figure 16 : Mesure de la durabilité par la méthode NIRS.

6. Analyse des variations de l'ID

a. La variation inter-individuelle

Afin d'étudier la variation inter-individuelle de l'ID et de ne pas surreprésenter les individus de grande taille, nous avons sélectionnés 3 niveaux de hauteurs dans le tronc (base du tronc, mi-hauteur du tronc et sous la fourche) et 2 niveaux de hauteur dans la couronne (mi-couronne et haut de couronne) pour chaque arbre. Les autres hauteurs mesurées n'ont pas été intégrées à l'analyse. Toutes les éprouvettes mesurées appartenant à ces différentes hauteurs ont fait l'objet d'une analyse de variance entre individus.

b. La variation radiale et verticale intra-individuelle

Les variations d'ID ont été analysées suivant les directions radiales et longitudinales dans l'arbre. Le gradient de variation radiale est classiquement estimé par le ratio ($\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$) de la moyenne de l'ID sous écorce (μ_{new}) et de la moyenne de la densité à cœur (μ_{old}) (Wiemann & Williamson, 1988; Wiemann & Williamson, 1989b). Cette variable est indépendante des valeurs d'ID initiales et finales rencontrées sur le rayon et permet une évaluation directe de variation de l'ID observée sur un rayon. Si, $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}} > 1$, on observe une augmentation de l'ID, et inversement. Les différentes valeurs de $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$ ont été calculées à partir de trois rondelles appartenant au tronc (i.e. base, mi-hauteur du tronc et sous-fourche) et deux rondelles de la couronne (mi-hauteur et sommet de la couronne). Les ratios mettant en jeu deux valeurs moyennes, leur significativité respective a été estimée par un test de Student entre les deux moyennes constitutives du ratio (i.e. si les deux moyennes sont significativement différentes, le ratio est considéré comme significativement différent de 1).

La variation verticale de l'ID a été analysée par analyse de variance non-paramétrique des valeurs d'ID mesurées à chaque hauteur et entre les valeurs d'ID qui ont servi à calculer μ_{old} à chaque hauteur.

c. La tendance radiale à l'échelle intra-individuelle

L'analyse de la tendance radiale de variation de l'ID a été effectuée suivant 2 étapes :

(1) L'établissement d'un *profil de variation* reliant l'ID des éprouvettes successives à leur position radiale respective le long du barreau (cm) (i.e. distance médullaire, correspondant à la distance entre la moelle et la position de l'éprouvette considérée) en prenant en compte le type de bois (aubier, duramen).

(2) La modélisation du profil de variation sur les deux rayons de la section de bois considérée. Un profil radial d'ID est constitué par des mesures effectuées sur des éprouvettes successives plus ou moins proches de la moelle au sein d'un même individu. Ces mesures rendent donc compte de la valeur de l'ID à différents âges et/ou à différents degrés de développement, attesté par la distance à la moelle. Ces données reliant l'évolution de la caractéristique d'un individu au cours de sa vie sont dites « longitudinales ». Les méthodes de modélisation linéaire à effets aléatoires et effets fixes (i.e. effets mixtes) sont les plus adaptées. Ici, l'effet fixe est la position radiale de l'éprouvette, tandis que l'effet aléatoire peut-être la hauteur de la rondelle ou le rayon de mesure sur le barreau qui en a 2. Les modélisations ont été effectuées avec le package 'nlme' (Pinheiro *et al.*, 2013) implémenté dans R (R Development Core Team, 2010).

d. Partitionnement de la variation intra- et inter-individuelle

Le lien entre variation intra- et inter-individuelle a été également analysé par le biais d'un modèle linéaire mixte. Cette fois-ci, seulement des effets aléatoires ont été intégrés. Ces derniers sont l'individu, la hauteur et le rayon. Ces 3 effets aléatoires sont emboîtés : on retrouve 9 individus contenant chacun 5 hauteurs de prélèvements contenant chacune 2 rayons de mesure.

7. Analyse des variations du retrait, du module spécifique et de la durabilité naturelle

Les différents retraits mesurés, le module spécifique et la perte de masse des échantillons ont été analysés à l'échelle individuelle comme à l'échelle tissulaire (i.e. aubier, duramen).

Chacune de ces propriétés ont permis l'établissement de profils radiaux par des méthodes classiques de modèle linéaires, d'analyse de variance et de corrélation de rang. L'accent a été donné sur l'analyse du retrait et des liens entretenus par le retrait avec les autres propriétés mesurées. L'analyse a également fait l'objet de corrélations entre les propriétés mesurées.

III. Résultats

1. Les individus échantillonnés

Les arbres échantillonnés dans ce chapitre présentent une gamme de DBH allant de 15 à 62 cm (Table 3). De manière générale, ils sont assez bien répartis sur la gamme de valeur de traits d'intérêt identifiés au cours du premier chapitre (Figure 17) sans pour autant occuper des positions extrêmes (i.e., compris dans l'enveloppe de prédictions). On remarque cependant que ces arbres font partie des plus grand arbres échantillonnés. L'épaisseur d'aubier étant corrélés à la vigueur de l'arbre pour un DBH donné, on peut dès lors émettre l'hypothèse que l'arbre Cim11 est plus vigoureux que l'arbre HP3, de même que l'arbre Cim04 est plus vigoureux que l'arbre Cim09.

Table 3 : Caractéristiques des individus échantillonnés.

DBH/DUF, ratio DBH et diamètre sous-fourche ; SWt, épaisseur d'aubier ; HWd, diamètre de duramen ; H/D, ratio hauteur-diamètre ; H, hauteur ; Ht, hauteur du tronc ; Hc, hauteur de la couronne ; VolC, VolT, volumes des tiges de la couronne et du tronc ; nARB, nLRB et nDRB, nombre de branches réitérées totales, vivantes et mortes ; pDRB, proportions de branches mortes.

Ind.	DBH	DUF	DBH/DUF	SWt	HWd	H/D	H	Ht	Hc	VolC	VolT	nARB	nLRB	nDRB	pDRB
Cim10	15,0	10,0	1,5	4,1	6,4	127,0	19,0	12,9	6,1	0,03	0,17	1,0	1,0	0,0	0,0
Cim07	20,0	9,1	2,2	4,2	10,7	136,8	27,0	21,0	6,0	0,02	0,37	1,0	1,0	0,0	0,0
Cim09	26,0	20,4	1,3	4,7	15,4	97,7	25,5	16,0	9,5	0,23	0,52	2,3	2,3	0,0	0,0
Cim04	27,0	10,0	2,7	7,0	12,1	105,2	28,3	25,3	3,0	0,02	0,75	3,2	3,2	0,0	0,0
HP2	33,0	23,1	1,4	6,1	19,9	96,7	32,0	22,6	9,4	0,26	1,38	8,6	8,6	0,0	0,0
Cim13	34,0	22,3	1,5	7,5	17,6	100,4	34,2	22,7	11,5	0,28	0,89	5,8	5,8		0,0
Cim01	43,0	26,4	1,6	6,6	28,8	74,5	32,0	28,2	3,9	0,30	2,66	23,0	8,8	14,2	61,6
Cim02	50,5	33,4	1,5	7,7	32,8	66,6	33,5	25,5	8,0	1,14	3,53	27,2	17,2	10,1	36,9
HP3	58,0	40,7	1,4	3,8	48,6	61,3	35,5	27,7	7,9	1,28	5,52	27,9	7,9	20,0	71,6
Cim11	62,0	41,4	1,5	9,0	42,1	62,0	38,5	29,4	9,1	1,21	5,74	30,2	16,0	14,2	46,9

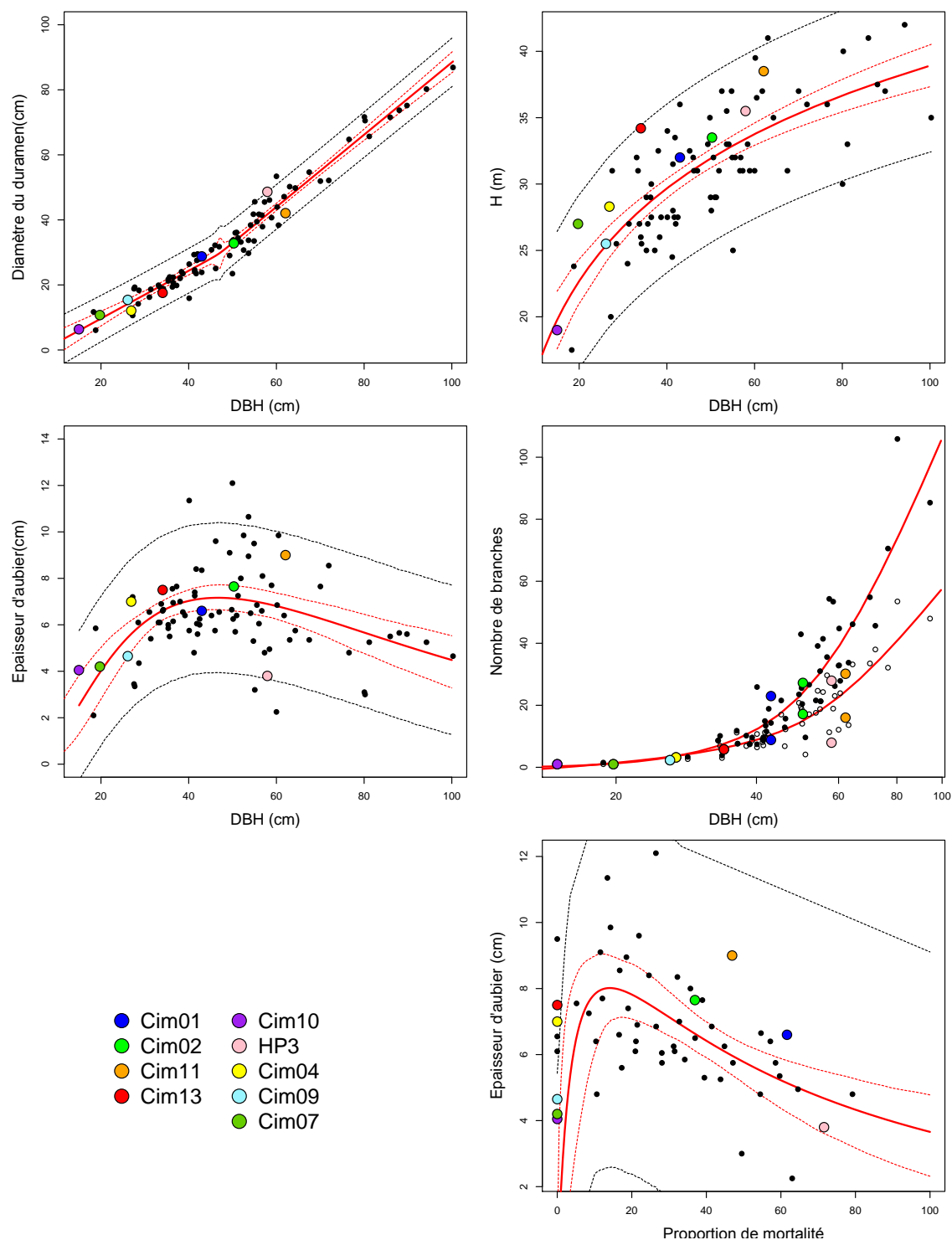


Figure 17 : Résultats des mesures dendrologiques sur les Angéliques échantillonnées. Les points colorés correspondent aux arbres abattus au sein du jeu de données complet des arbres mesurés. Les graphiques permettent le positionnement des arbres échantillonnés dans ce chapitre en fonction des variables d'intérêt identifiées dans le premier chapitre. Les lignes pleines rouges correspondent à l'ajustement moyen, les pointillés rouges et noir correspondent respectivement à l'enveloppe de confiance et de prédiction.

2. La physiologie de la section de l'Angélique

La Figure 18 présente 4 rondelles de bois prélevées à la base de 4 arbres. Pour chacun de ces arbres, les tissus qui composent la tige sont bien discernables (i.e. écorce, aubier et duramen).

Chez les plus petits arbres (rondelle A et B), l'aubier comme le duramen présentent une couleur homogène. Chez les plus gros arbres (rondelle C et D) l'aubier est de plus en plus coloré à mesure que l'on s'éloigne de l'écorce. Dans le plus gros arbre (rondelle C), on distingue deux zones dans l'aubier, une zone claire en périphérie et une zone plus foncée en profondeur, néanmoins la limite entre ces deux zones n'est pas franche. Au sein du duramen, on distingue également des différences de couleurs dans les gros arbres (rondelle C et D). Le duramen proche de la moelle est plus clair que le duramen périphérique. Suivant ces différences de couleurs dans l'aubier, l'aubier clair et l'aubier coloré seront distingués dans la suite de ce chapitre.

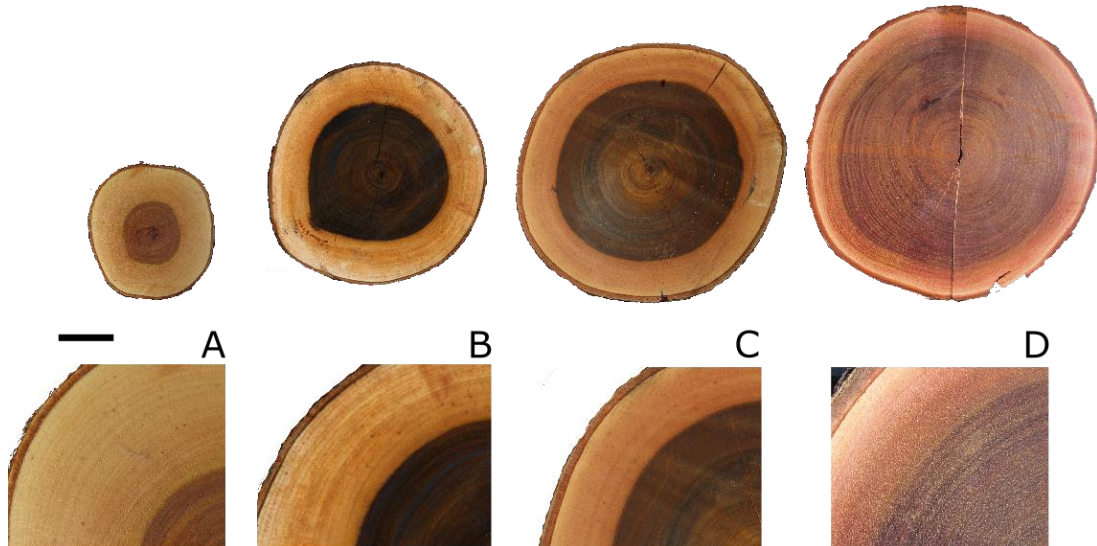


Figure 18 : La physionomie de la section de bois chez l'Angélique.
Barre d'échelle : 10cm.

3. Infradensité (ID)

a. La variation inter-individuelle

Les infradensités que nous avons mesurées varient de 0.459 à 0.874 pour une moyenne de 0.687, cependant des différences significatives entre individus sont observées (Figure 19). Les arbres Cim01 et HP3 sont les plus denses (i.e. respectivement 0.742 et 0.728 d'ID moyenne), alors que les arbres les moins denses sont Cim10 et Cim13 (i.e. respectivement 0.646 et 0.644 d'ID moyenne). La moyenne, la variance et la valeur maximale d'ID ne sont corrélées ni au DBH de l'arbre (Corrélation de Spearman respectives, p-v. : 0.97, 0.70, 0.99), ni au nombre d'éprouvettes mesurées par arbre (Corrélation de Spearman respectives, p-v. : 0.70, 0.93, 0.97).

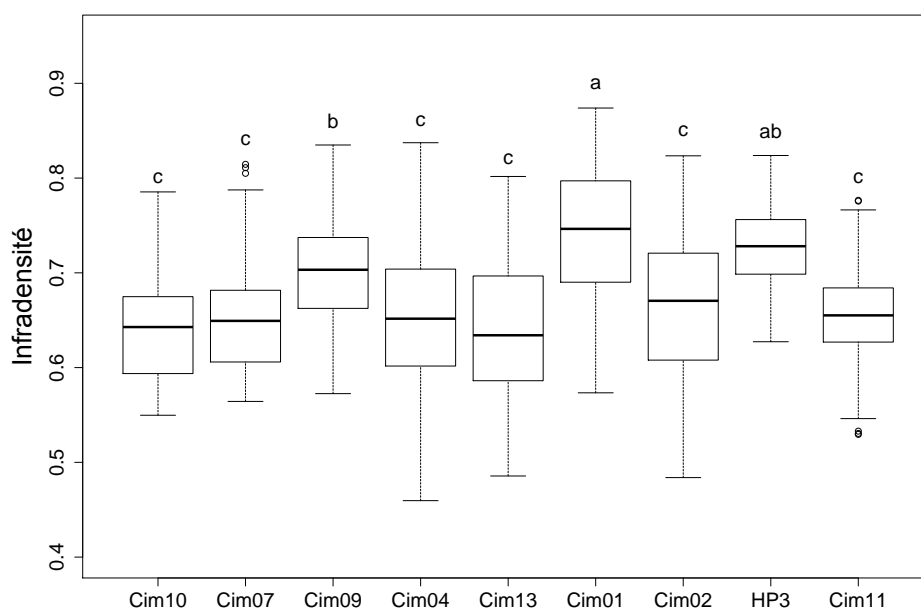


Figure 19 : Variations inter-individuelles de l'ID.

Les arbres sont ordonnés suivant un ordre croissant de DBH. Les groupements sont issus de test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 341.2$, ddl = 8, p-v < 0.001).

b. Les variations radiales et verticales à l'échelle intra-individuelle

Les valeurs des ratios $\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}}$ révèlent une ID significativement plus forte sous l'écorce qu'à cœur ($\mu_{\text{new}}/\mu_{\text{old}} > 1$) à la base de l'arbre, et cela pour tous les individus étudiés (Table 4). Ce patron est également observé dans les parties plus hautes de l'arbre, néanmoins les valeurs des ratios sont moins élevées qu'à la base de l'arbre, et souvent non-significatives. La variation radiale est donc plus forte à la base de l'arbre que dans les parties les plus hautes. De manière générale, l'ID à cœur dans le tronc (μ_{old}) ne varie pas en fonction de la hauteur, excepté pour les arbres Cim13, Cim01 et HP3 pour lesquels on dénote respectivement (1) une diminution puis une augmentation, (2) une augmentation stricte, (3) et une augmentation puis une diminution de l'ID. La valeur d'ID à cœur est généralement significativement supérieure dans la couronne. La gamme de variation de l'ID sous écorce (μ_{new}) est cependant plus restreinte, et généralement, on n'observe pas ou peu de différences significatives entre les valeurs d'ID sous-écorce issues des différentes hauteurs.

c. La tendance radiale à l'échelle intra-individuelle

La Figure 21 présente les tendances radiales de l'ID à la base de chaque arbre et confirme l'augmentation de l'ID le long du rayon. L'allure typique du profil de l'Angélique est un profil en 'V' visible pour tous les arbres, mais cependant moins marqué pour HP3 et Cim11. L'ID de Cim11 augmente peu dans la zone proche de la moelle, puis fortement en périphérie. L'arbre HP3 présente également une légère augmentation d'ID dans la zone proche de la moelle, puis une augmentation forte et une stabilisation. Pour ces deux individus, on observe des oscillations fortes de l'ID le long du rayon, que l'on ne retrouve pas chez les autres arbres, excepté dans la zone la plus périphérique de l'arbre Cim01. Tous les profils d'ID mesurés chez l'Angélique sont disponibles en Annexe 2.

Table 4 : Variations radiales en fonction de la hauteur chez les arbres échantillonnés. μ_{ID} , moyenne de l'ID à la hauteur considérée ; μ_{new} , moyenne de l'ID sous écorce ; μ_{old} , moyenne de l'ID à cœur. Les lettres différentes signifient des valeurs significativement différentes au sein de l'arbre considéré. Les lettres différentes précédées de "/" dans la colonne μ_{old} signifient des différences significatives entre arbres. Les étoiles suivant la valeur du ratio μ_{new}/μ_{old} indiquent le seuil de significativité du ratio ('***' $P \leq 0,001$, '**' $P \leq 0,01$, '*' $P \leq 0,05$, ' ' $P > 0,05$)

Individu	Distance (m)	Hauteur	μ_{ID}	μ_{new}	μ_{old}	μ_{new}/μ_{old}
Cim10 (DBH=15 cm)	130	base	0,697 a	0,766 a	0,632 a / ab	1,212***
	600	mi-tronc	0,635 b	0,67 b	0,593 a	1,129**
	910	top-couronne	0,657 b	0,658 b	0,586 a	1,122
Cim07 (DBH=20 cm)	130	base	0,715 a	0,763 a	0,654 a / ab	1,167**
	900	mi-tronc	0,661 b	0,675 b	0,652 a	1,036
	1800	mi-couronne	0,638 b	0,623 b	0,574 b	1,085
	1870	top-couronne	0,63 b	0,663 b	0,605 ab	1,096
Cim09 (DBH=26.2 cm)	130	base	0,719 a	0,778 a	0,666 a / ab	1,168***
	900	mi-tronc	0,678 b	0,755 a	0,586 b	1,288***
	2100	sous-fourche	0,711 ab	0,763 a	0,666 a	1,146*
	2365	top-couronne	0,694 ab	0,721 a	0,653 a	1,105
Cim04 (DBH=27 cm)	130	base	0,707 a	0,805 a	0,609 a / b	1,323**
	1200	mi-tronc	0,622 b	0,665 b	0,572 a	1,163**
	2250	sous-fourche	0,59 b	0,63 b	0,616 a	1,022
	2270	top-couronne	0,65 ab	0,664 b	0,587 a	1,132
Cim13 (DBH=34 cm)	130	base	0,711 a	0,796 a	0,651 a /ab	1,224***
	1200	mi-tronc	0,624 b	0,727 b	0,538 c	1,35***
	2100	sous-fourche	0,596 b	0,659 c	0,541 bc	1,218**
	2650	mi-couronne	0,632 b	0,661 c	0,597 ab	1,106**
	2950	top-couronne	0,581 b	0,614 c	0,556 bc	1,104
Cim01 (DBH=43 cm)	130	base	0,774 a	0,838 a	0,656 a / ab	1,278***
	1200	mi-tronc	0,704 c	0,84 a	0,654 a	1,284***
	2400	sous-fourche	0,742 b	0,828 ab	0,691 b	1,199***
	2675	mi-couronne	0,747 ab	0,801 bc	0,684 ab	1,171***
	3090	top-couronne	0,71 bc	0,757 c	0,671 ab	1,128
Cim02 (DBH=50.5 cm)	270	base	0,681 ab	0,782 a	0,518 a / c	1,51***
	1200	mi-tronc	0,648 bc	0,737 ab	0,538 a	1,371***
	2250	sous-fourche	0,621 ab	0,638 c	0,529 a	1,206***
	2860	mi-couronne	0,699 bc	0,668 ab	0,746 b	0,895*
	3100	top-couronne	0,742 c	0,793 a	0,751 b	1,056
HP3 (DBH=58 cm)	300	base	0,733 b	0,746	0,688 bc / a	1,085***
	1200	mi-tronc	0,742 ab	0,746 a	0,754 a	0,989
	2400	sous-fourche	0,695 c	0,755 a	0,668 c	1,131***
	3785	mi-couronne	0,721 b	0,766 a	0,725 abc	1,056*
	3930	top-couronne	0,748 a	0,789 a	0,743 ab	1,061
Cim11 (DBH=58 ??cm)	300	base	0,675 a	0,757 a	0,623 a / ab	1,214**
	1200	mi-tronc	0,647 a	0,693 b	0,621 a	1,115*
	2100	sous-fourche	0,658 a	0,694 b	0,637 a	1,089*
	3070	mi-couronne	0,623 b	0,635 c	0,609 a	1,044*
	3780	top-couronne	0,689 a	0,758 a	0,657 a	1,153

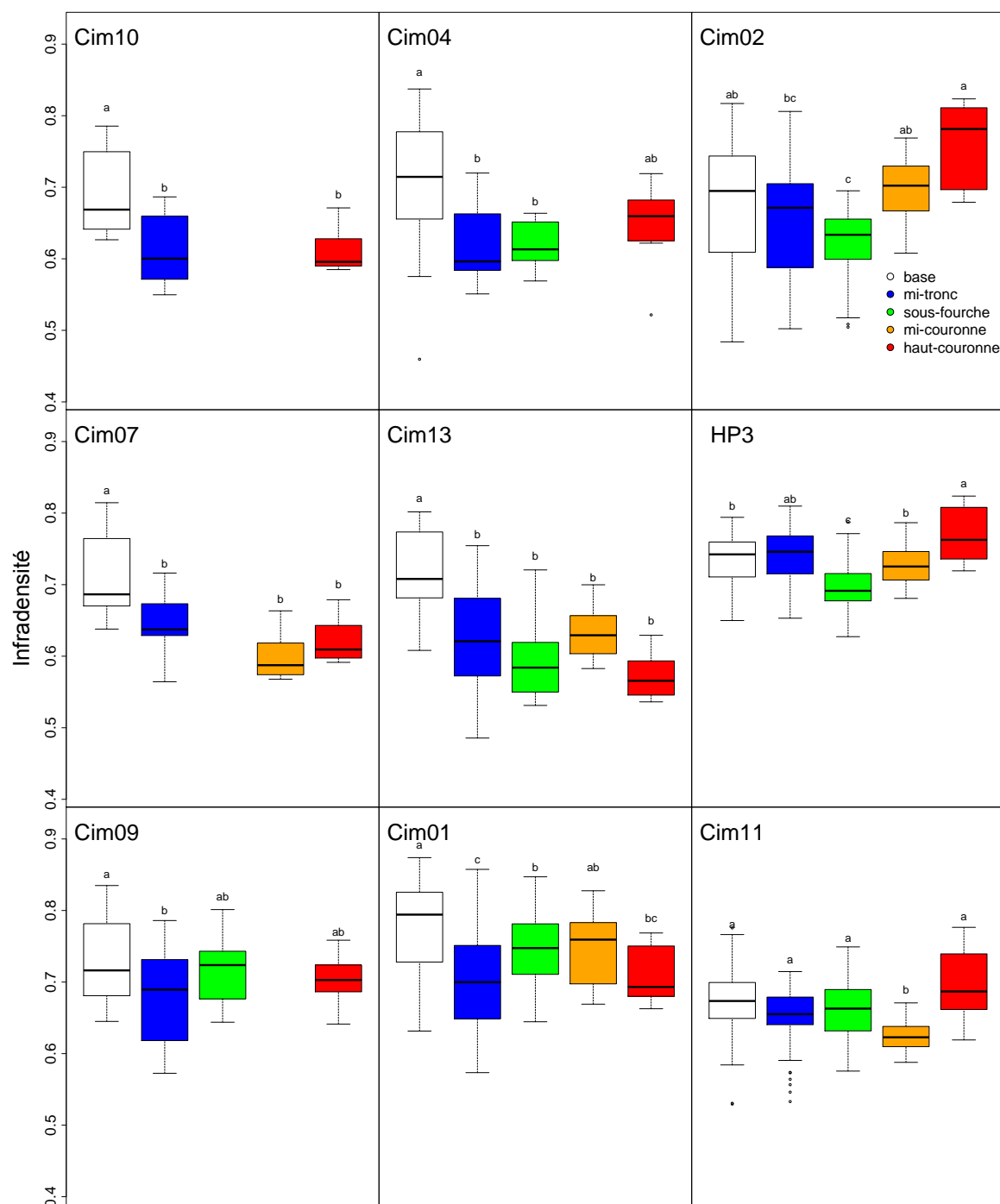


Figure 20 : Variations verticales de l'ID au sein de chaque arbre. Les arbres sont ordonnés par taille (de haut en bas et de gauche à droite). Toutes les éprouvettes mesurées ont été intégrées à l'analyse. Les groupements sont issus de test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif et permettent les comparaisons de chaque hauteur pour un arbre donné. Les couleurs représentent les différentes hauteurs de prélèvements (voir graphique en haut à droite).

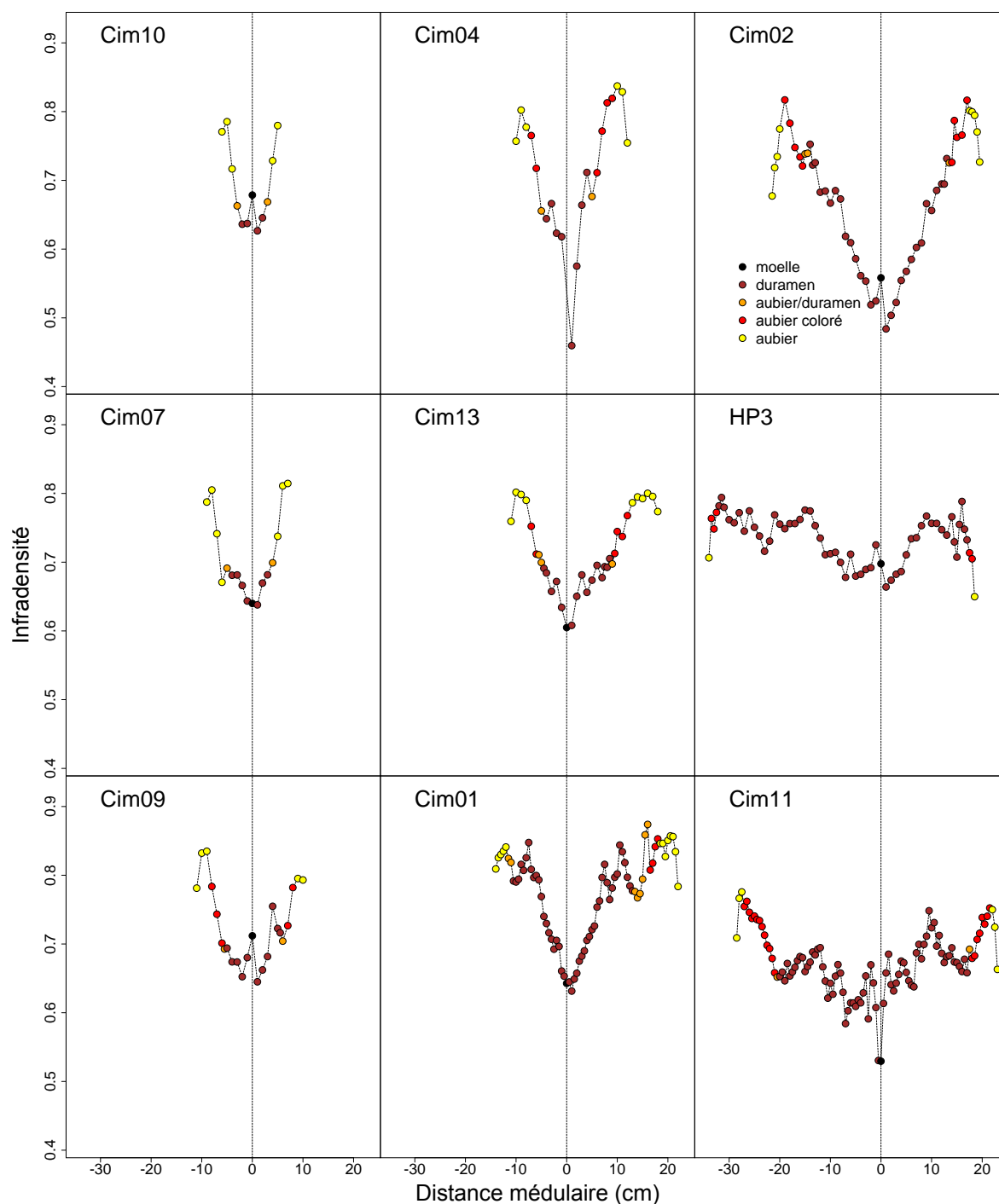


Figure 21 : Profils radiaux d'infradensité des rondelles basses de chaque arbre. Les arbres sont ordonnés par taille (de haut en bas et de gauche à droite). Les couleurs représentent les différents types de bois (voir graphique en haut à droite).

Le profil n'est cependant pas continu le long des rayons échantillonnés. Une caractéristique commune à tous les individus est la chute de l'ID dans les zones les plus périphériques. Cette zone d'ID décroissante sous écorce est petite pour les petits arbres (Cim10, Cim07, Cim09, Cim04), plus grande pour les arbres de taille intermédiaire (Cim13, Cim01, Cim02), et à nouveau petite pour les plus grands arbres (HP3, Cim11).

Cette zone d'ID décroissante se compose exclusivement d'éprouvettes d'aubier clair. L'aubier coloré, lorsque présent, participe comme le duramen à la phase d'augmentation de l'ID le long

du rayon. Dans les modélisations suivantes, les éprouvettes participant à cette décroissance ont été retirées. Une autre caractéristique intéressante, visible ou non selon l'individu considéré, est la diminution locale de l'ID à la limite aubier-duramen. Cette caractéristique est remarquable pour les arbres Cim07, Cim09, Cim04 et Cim02, pour lesquels, les éprouvettes mixtes (à la fois aubier et duramen) présentent une ID plus faible que l'éprouvette de duramen adjacente, suggérant un effet des extractibles sur l'ID au moment de la transition aubier-duramen.

Les Figures 17 et 18 ainsi que la Table 5 présentent les résultats de la modélisation des profils d'ID en fonction de la position radiale. Afin de prendre en compte l'effet potentiel des extraits de duramen sur l'allure du profil, l'ID corrigée (IDc) a été calculé sur la base de la teneur en extrait de l'aubier clair, de l'aubier coloré et du duramen. Les teneurs en extraits de chacun des types de bois sont issues de la base de données du CIRAD et de données recueillies récemment par Nadine Amusant au cours de ses travaux. Pour chaque éprouvette d'aubier clair, d'aubier coloré et de duramen, la masse accordée aux extraits a été déduite de la masse mesurée de l'éprouvette. L'IDc a ensuite été calculée comme le rapport entre la masse corrigée et le volume mesuré. Les masses des éprouvettes d'aubier clair, d'aubier coloré et de duramen ont été réduite respectivement de 6.7, 4.03 et 7.9 % de la masse mesurée. Les éprouvettes mixtes (aubier-duramen) ont été retirées des modélisations concernant l'IDc.

Les arbres échantillonnés présentent 3 types de profils en fonction de la position radiale : (1) un profil linéaire (de la forme $ax+b$), un profil (2) curviligne convexe (de la forme $y = -ax + cx^2 + b$) ainsi qu'un profil (3) curviligne concave (de la forme $y = ax - cx^2 + b$).

Le profil linéaire est le plus commun, on le retrouve chez 6 arbres (HP3, Cim04, Cim07, Cim10, Cim11, Cim13). Le profil curviligne convexe a été établi pour 2 arbres (Cim01, Cim02). Le profil curviligne concave se retrouve chez un seul arbre (Cim09).

On retrouve, chez les plus petits arbres, des profils linéaires et curvilignes concaves (Figure 22). Les grands arbres et ceux de taille intermédiaire présentent des profils linéaires et curvilignes convexes (Figure 23). Une simple analyse graphique montre que les droites de régressions de l'IDc en fonction de la distance ont la même allure que celle de l'ID.

Les pentes des régressions de l'ID et l'IDc sont corrélées, comme les ordonnées à l'origine (Test de corrélation de (Spearman respectif, $Rho=0.97$, p.v. < 0.001 , $Rho=1$, p.v. < 0.001), suggérant que les extractibles du bois n'ont pas d'effet sur l'allure et le type de profil observé mais seulement sur la valeur d'ID. Il est intéressant de constater que les valeurs extrapolées des droites de régressions de l'IDc dans les zones sous écorce sont plus ou moins similaires aux valeurs d'ID des éprouvettes d'aubier participant à la diminution de l'ID sous écorce. On peut alors imaginer que ces éprouvettes sous-écorce ne sont pas ou peu chargées en extraits.

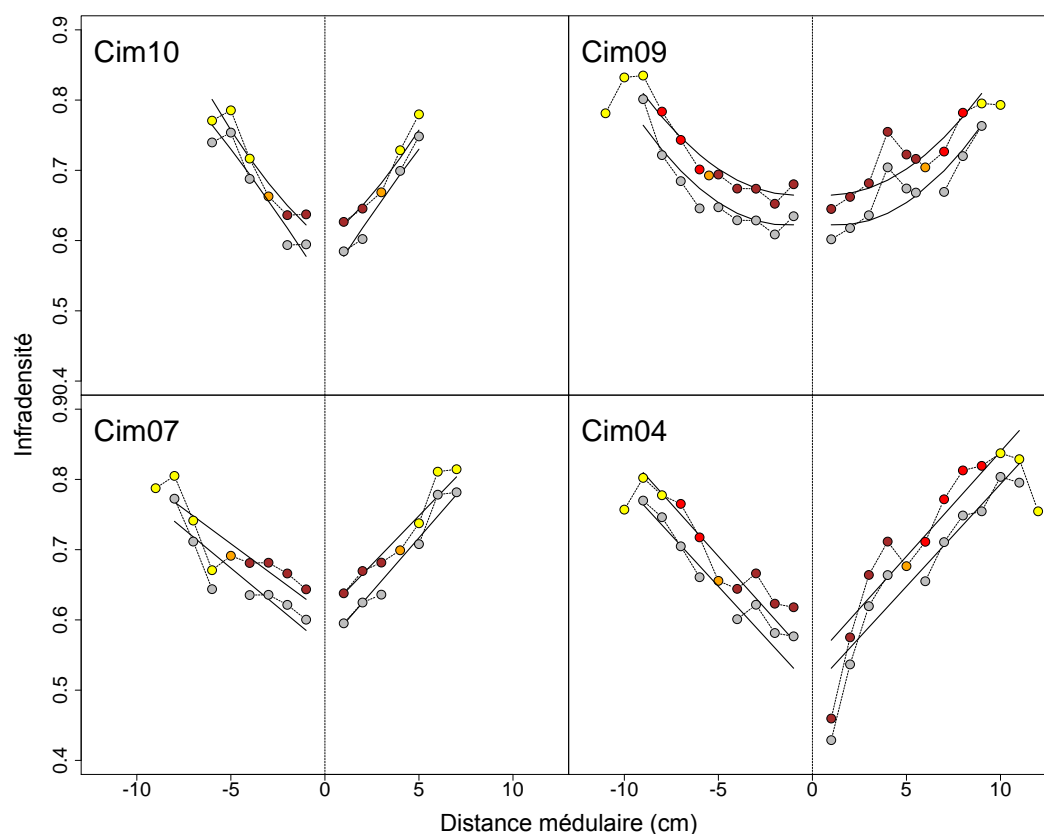


Figure 22 : Profils radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (IDc) (gris) des petits arbres.

Se référer à la Figure 21 pour la légende des couleurs.

Table 5 : Résultats des modèles linéaires mixtes appliqués à l'ID et l'IDc.

La différence entre les coefficients atteste de l'effet du rayon. b, a et c représentent respectivement l'intercept, le terme linéaire et le terme quadratique. Si le terme quadratique 'c' est absent, un modèle linéaire simple a été sélectionné.

		Rayon 1			Rayon 2		
		b (Inter.)	a	c	b (Inter.)	a	c
Cim10	ID	0,5813	0,03511	-	0,5813	0,03511	-
	IDc	0,54155	0,03767	-	0,54155	0,03766	-
Cim09	ID	0,66638	-0,00389	0,0022	0,66638	-0,00389	0,0022
	IDc	0,62678	-0,0068	0,00245	0,62678	-0,0068	0,00245
Cim07	ID	0,60954	0,01978	-	0,60954	0,02773	-
	IDc	0,56287	0,02219	-	0,56287	0,0308	-
Cim04	ID	0,54122	0,02985	-	0,54122	0,02985	-
	IDc	0,50205	0,02913	-	0,50205	0,02913	-
Cim13	ID	0,61278	0,01181	-	0,61278	0,01924	-
	IDc	0,56429	0,01241	-	0,56429	0,02037	-
Cim02	ID	0,47593	0,02176	-0,00024	0,47593	0,02176	-0,00024
	IDc	0,44187	0,02131	-0,0003	0,44187	0,0213	-0,0003
Cim01	ID	0,64387	0,02277	-0,00059	0,64387	0,02135	-0,00059
	IDc	0,59841	0,02196	-0,0005	0,59841	0,01986	-0,0005
HP3	ID	0,69903	0,00237	-	0,69903	0,69903	-
	IDc	0,65322	0,00213	-	0,65322	0,00213	-
Cim11	ID	0,6186	0,00515	-	0,6186	0,00392	-
	IDc	0,57801	0,00463	-	0,57801	0,00357	-

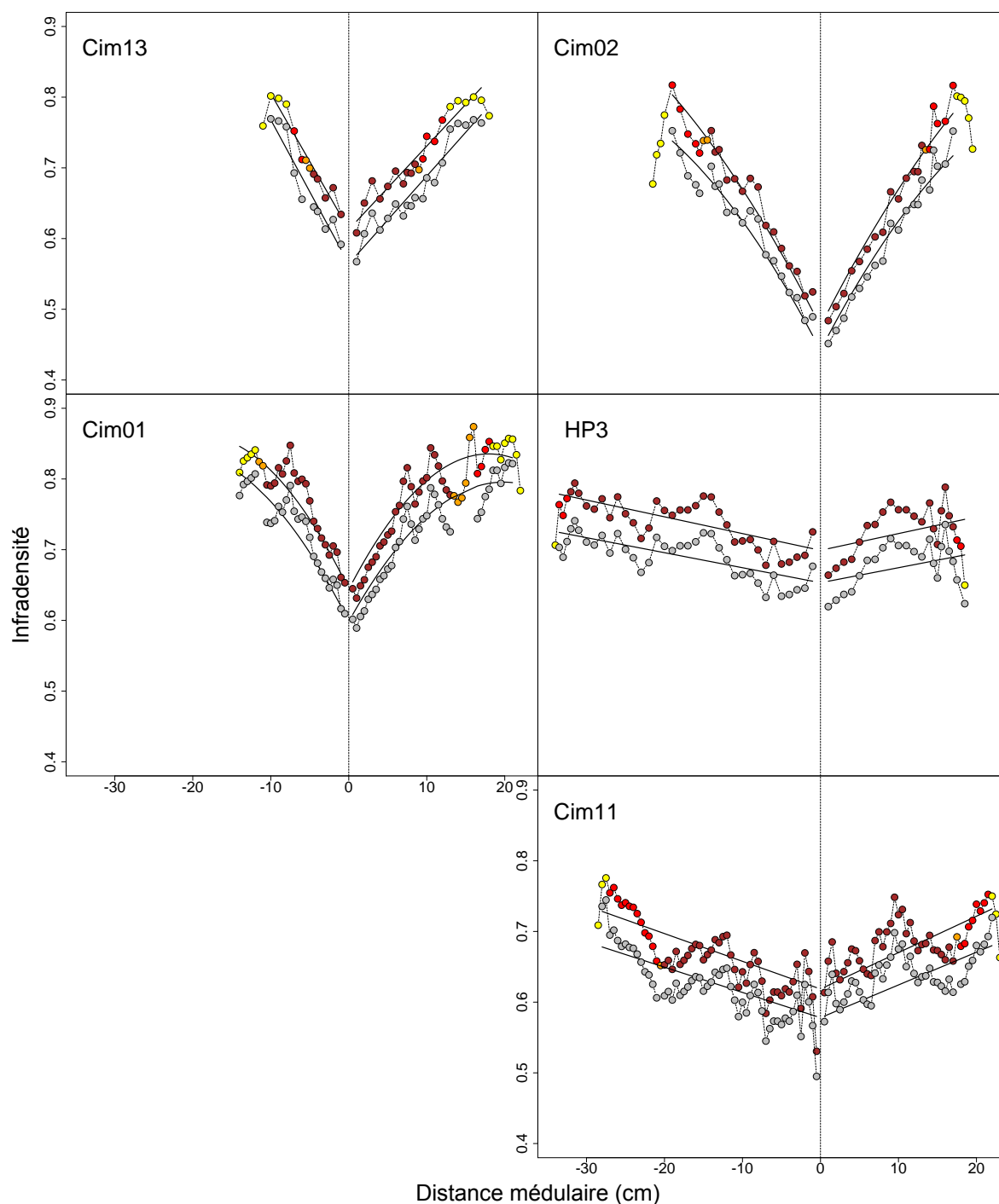


Figure 23 : Profil radiaux d'infradensité (ID) (en couleurs) et d'infradensité corrigée (ID) (gris) des gros arbres.
Se référer à la Figure 21 pour la légende des couleurs.

La Table 6 présente les coefficients des ajustements de $\log(\text{ID})$ en fonction du \log de la position radiale. La pente de chaque arbre renseigne sur la dynamique de l'augmentation de la densité le long du rayon. Les individus HP3 et Cim11 présentent les pentes les plus faibles respectivement 0.035 et 0.048. Les individus Cim02, Cim04 et Cim10 présentent les pentes les plus fortes, respectivement 0.172, 0.175 et 0.127. Les autres individus ont des pentes intermédiaires. L'intercept et la pente sont négativement liés malgré le manque de détection d'une corrélation significative (Test de corrélation de Spearman, $\text{Rho} = -0.63$, $p\text{-v.} = 0.07$),

suggérant que les arbres ayant une densité élevée au niveau de la moelle ont une augmentation d'ID, en rapport à la distance radiale, plus faible. Cette considération pourrait être fermement validée par un effectif plus important.

Table 6 : Régression linéaire entre $\log(\text{ID})$ et $\log(\text{Distance radiale})$.
(**** $P \leq 0.001$, *** $P \leq 0.01$, ** $P \leq 0.05$, * $P \leq 0.1$, $P > 0.05$).

Ind	Intercept	Pente	R ²	Sig.
Cim10	-0,496	0,127	0,801	***
Cim09	-0,466	0,092	0,671	***
Cim07	-0,472	0,098	0,661	***
Cim04	-0,630	0,175	0,807	***
Cim13	-0,498	0,089	0,752	***
Cim02	-0,780	0,172	0,877	***
Cim01	-0,423	0,085	0,813	***
HP3	-0,397	0,035	0,405	***
Cim11	-0,506	0,048	0,432	***

d. Le lien entre variation intra- et inter-individuelle

L'établissement d'un modèle linéaire mixte composé seulement d'effets aléatoires attribués au rayon de mesure, à la hauteur de section mesurée et à l'individu a permis un partitionnement de la variation et l'attribution d'un pourcentage d'explication de la variation de la part de chacun de ces « contributeurs » (Figure 24).

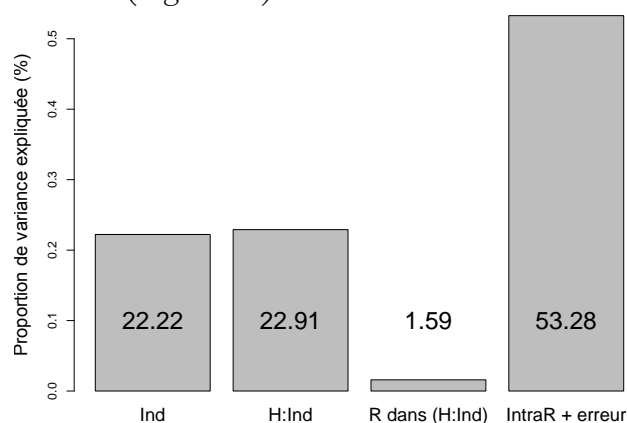


Figure 24 : Variance de l'infradensité expliquée par l'individu, la hauteur et le rayon de mesure.

L'échelle individuelle représente 22.23% de la variation de l'ID dans le jeu de données. La proportion de variance exprimée par la hauteur de coupe à l'intérieur de l'individu est similaire (22.9%). Le rayon de mesure de l'ID n'exprime que 1.59 % de variation, alors que 53.28% de la variation sont attribués à la variation intra-rayon et à une potentielle erreur de mesure, suggérant que la non prise en compte de la variation radiale d'ID chez l'Angélique laisse place à une part considérable de variance non expliquée à l'échelle de l'arbre.

4. Retrait dimensionnel du bois

a. Retrait et type de bois

La Figure 25 présente les variations du retrait dimensionnel en fonction des types de bois considérés (i.e. aubier clair, aubier coloré, aubier-duramen (i.e. éprouvettes mixtes), duramen, moelle). Les éprouvettes d'aubier coloré et d'aubier clair présentent un retrait (i.e. radial,

tangentiel, surfacique et volumique) significativement plus faible que les éprouvettes d'aubier-duramen, de duramen et de moelle. Ce patron ne se retrouve pas au travers du retrait longitudinal (R_{lon}) pour lequel, les éprouvettes de moelle ont un retrait significativement plus fort que celle d'aubier clair, alors que les éprouvettes d'aubier coloré, d'aubier-duramen et de duramen ne présentent pas un retrait significativement différent des autres types. Le retrait tangentiel (R_{tan}) est plus élevé que le retrait radial (R_{rad}). La différence entre R_{tan} et R_{rad} est très accusée pour les éprouvettes d'aubier clair et coloré, alors qu'elle l'est moins pour les éprouvettes d'aubier-duramen, de duramen et de moelle, comme en témoigne le coefficient d'anisotropie qui est donc significativement plus fort dans l'aubier.

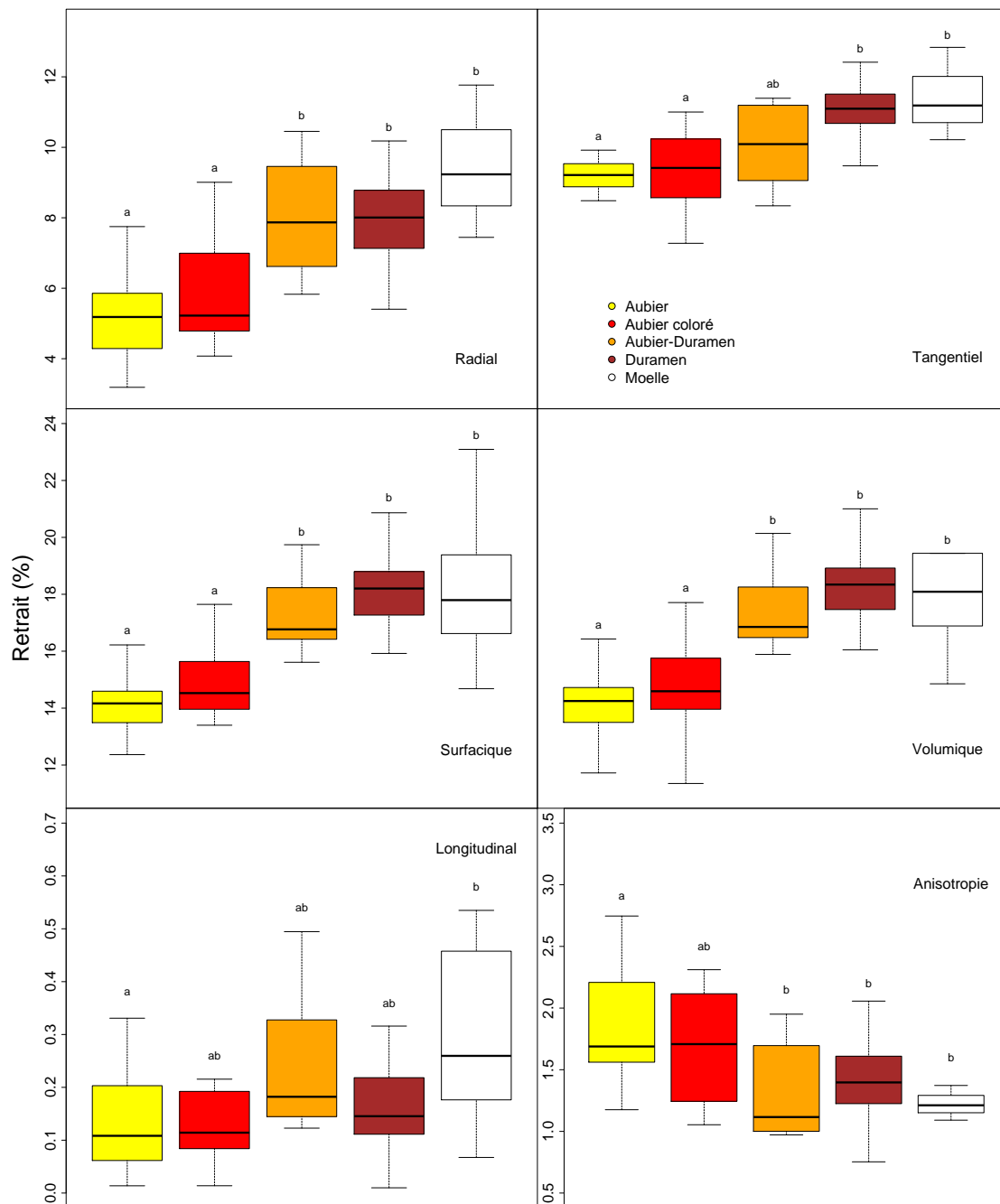


Figure 25 : Variations des différents retraits mesurés et de l'anisotropie en fonction du type de bois. Le type de retrait est mentionné dans chaque graphique. Les couleurs représentent le type de bois (cf. graphique en haut à droite). Les lettres correspondent au groupement établi par un test de Tukey.

b. Cinétique du retrait radial, tangentiel et surfacique

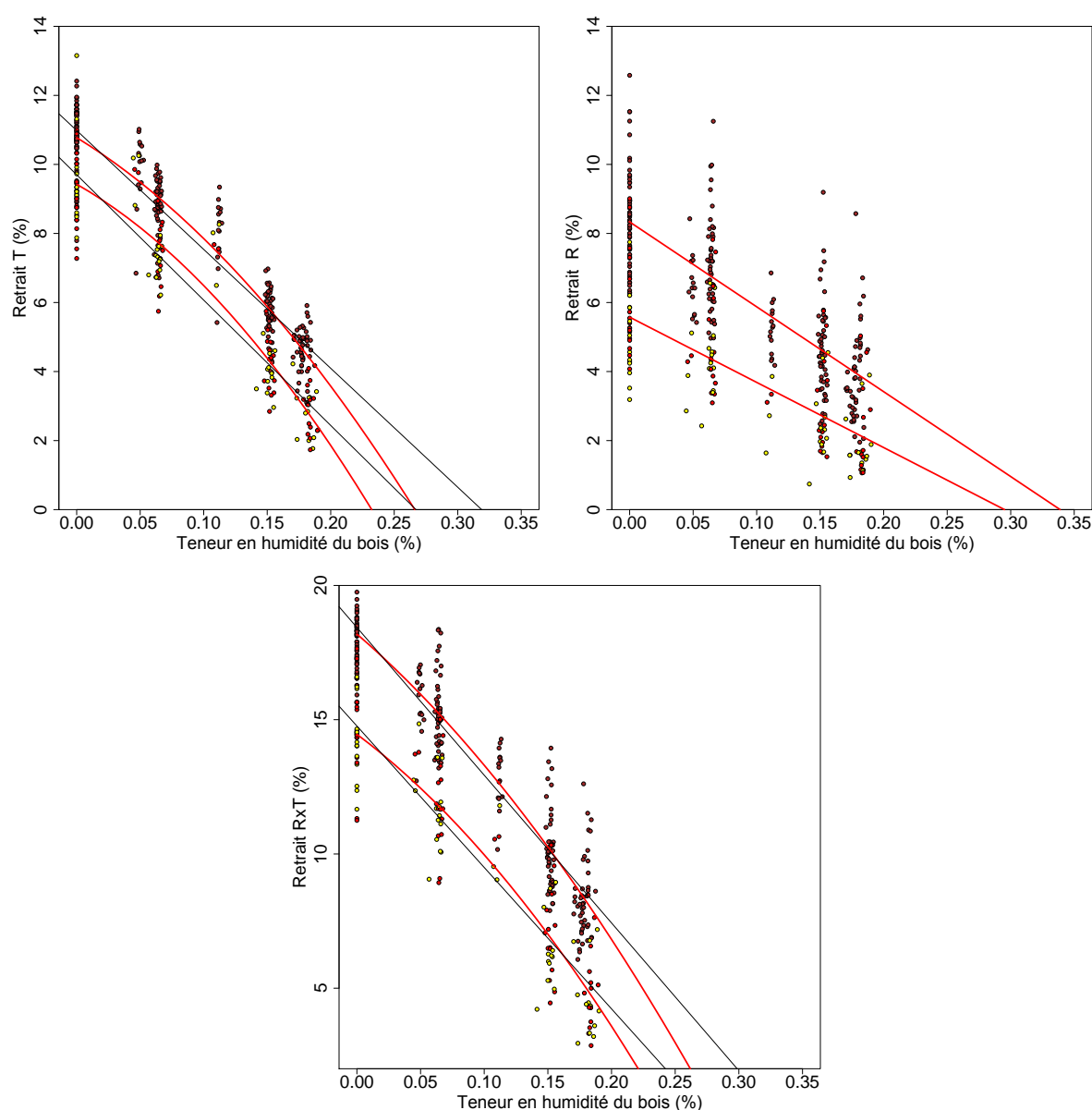


Figure 26 : Cinétique des retraits tangentiels (R_{tan}), radiaux (R_{rad}) et surfaciques (R_{RT}) au cours du séchage.

Les courbes rouges (voir Table 7) sont ajustées sur les éprouvettes de duramen (marron) et d'aubier (jaune et rouge). L'aubier coloré (rouge) a été intégré à l'aubier clair (jaune). Dans le cas des modèles curvilignes, la droite issue d'un modèle linéaire a été ajustée et permet d'apprécier les différences d'estimation du PSF (interception entre l'ajustement et l'axe des abscisses) et la déviance à la linéarité suivant l'ajustement utilisé.

R_{rad} et R_{tan} présentent deux cinétiques bien différentes en fonction du degré d'humidité du bois (Figure 26 et Table 7). Alors que l'aubier comme le duramen présentent une cinétique de R_{tan} au cours du séchage curviligne (i.e. retrait plus fort en début de séchage), R_{rad} présente une cinétique linéaire. Les deux courbes de R_{tan} (i.e. aubier et duramen) suggèrent que le retrait du duramen est proportionnel à celui de l'aubier tout au long de l'expérimentation. A *contrario*, la différence de pente de R_{rad} entre l'aubier et le duramen (Table 7) suggère que le retrait de ces deux tissus réagit différemment à la diminution de l'humidité du bois. Par rapport à l'aubier, l'augmentation du retrait engendrée par la diminution d'humidité du

duramen est plus forte. Ces différences de cinétique de retrait entre les plans T et R influencent alors la cinétique de retrait surfacique (R_{RT}) (Figure 26), qui est curviligne dans l'aubier comme dans le duramen, mais avec une pente plus forte dans le duramen.

Table 7 : Résultats des modèles prédisant le retrait en fonction de l'humidité relative du bois (HE) au cours du séchage.

Variable prédite	Type de bois		Est.	Std.	t	Sig.
Tangentiel	Duramen ($R^2=0,88$)	Intercept	10,78	0,11	99,54	***
		HE	-22,47	3,26	-6,90	***
		HE ²	-67,64	17,79	-3,80	***
	Aubier ($R^2=0,85$)	Intercept	14,46	0,28	52,28	***
		HE	-35,36	8,09	-4,37	***
		HE ²	-95,07	42,97	-2,21	*
Radial	Duramen ($R^2=0,61$)	Intercept	8,33	0,15	56,87	***
		HE	-24,59	1,29	-19,03	***
	Aubier ($R^2=0,51$)	Intercept	5,58	0,20	28,06	***
		HE	-18,89	1,69	-11,18	***
Radial x Tangentiel	Duramen ($R^2=0,88$)	Intercept	18,19	0,17	105,31	***
		HE	-40,85	5,20	-7,86	***
		HE ²	-80,07	28,38	-2,82	**
	Aubier ($R^2=0,85$)	Intercept	14,46	0,28	52,28	***
		HE	-35,36	8,09	-4,37	***
		HE ²	-95,07	42,97	-2,21	*

a. Profil radial du retrait

L'observation des profils individuels de R_{tan} et R_{rad} (Figure 28) et de R_{RT} (Figure 29) confirme les résultats précédemment énoncés : dès lors que le bois est duraminisé, on observe une augmentation abrupte du retrait liée au changement de type de bois. On remarque également pour les arbres Cim01 et Cim11, que R_{rad} dans le duramen est plus faible à cœur, résultant dans un R_{RT} également plus faible. Chez Cim09, R_{rad} comme R_{tan} sont plus faibles dans le duramen à cœur. Le retrait radial R_{rad} (Figure 28) présente un profil similaire à celui de R_{RT} (Figure 29), alors que R_{tan} présente un profil différent dans les grands arbres (i.e. Cim01, Cim02, HP3, Cim11), mais similaire dans les petits arbres (i.e. Cim09, Cim04, Cim13). Ces différences se traduisent par des différences significatives d'anisotropie entre arbres dans le duramen (Figure 27) comme dans l'aubier coloré (Kruskal-Wallis, $\chi^2=13.89$, ddl = 5, p-v = 0.01) ainsi qu'une tendance dans l'aubier clair (Kruskal-Wallis, $\chi^2=12.57$, ddl = 6, p-v = 0.05). Les arbres les plus gros tendent à avoir une anisotropie dans le duramen plus forte que celle observée chez les petits arbres.

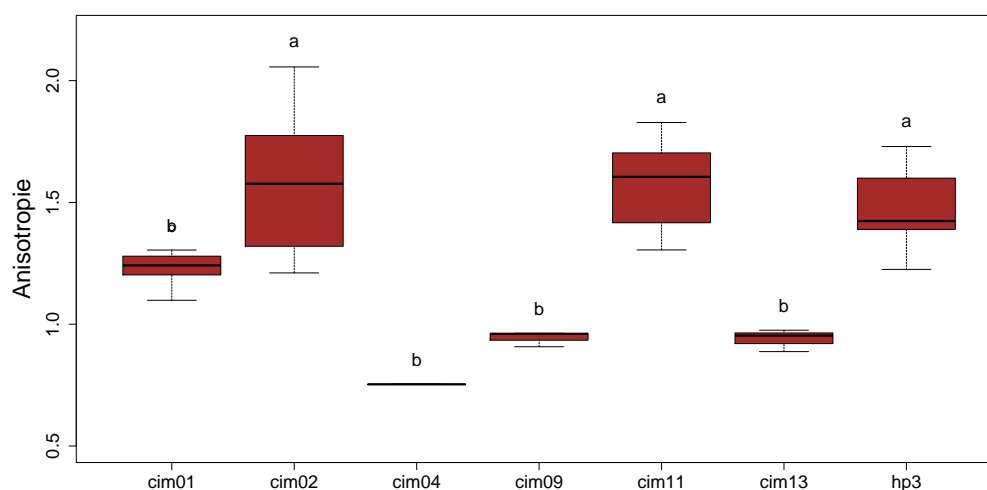


Figure 27 : Variations inter-individuelle du coefficient d'anisotropie du retrait dans le duramen.

Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 31.55$, ddl = 6, p-v < 0.001).

Pour les arbres Cim02 et HP3, le R_{tan} est stable dans le duramen, quelle que soit la position radiale, alors que chez les arbres Cim01 et Cim11, on constate une augmentation de R_{tan} de la moelle vers la périphérie du duramen. Le R_{rad} n'est pas corrélé au R_{tan} dans le duramen, excepté pour l'arbre HP3 (Table 8).

Table 8 : Corrélation de Spearman entre le retrait tangentiel (R_{tan}) et radial (R_{rad}) pour chaque arbre.

ρ , coefficient de corrélation de rang de Spearman ; p-v. p.value.

	ρ	p-v.
Cim01	0,25	0,492
Cim02	0,05	0,892
Cim04	-0,50	1,000
Cim09	0,80	0,133
Cim11	0,11	0,689
Cim13	0,90	0,083
HP3	0,77	0,001

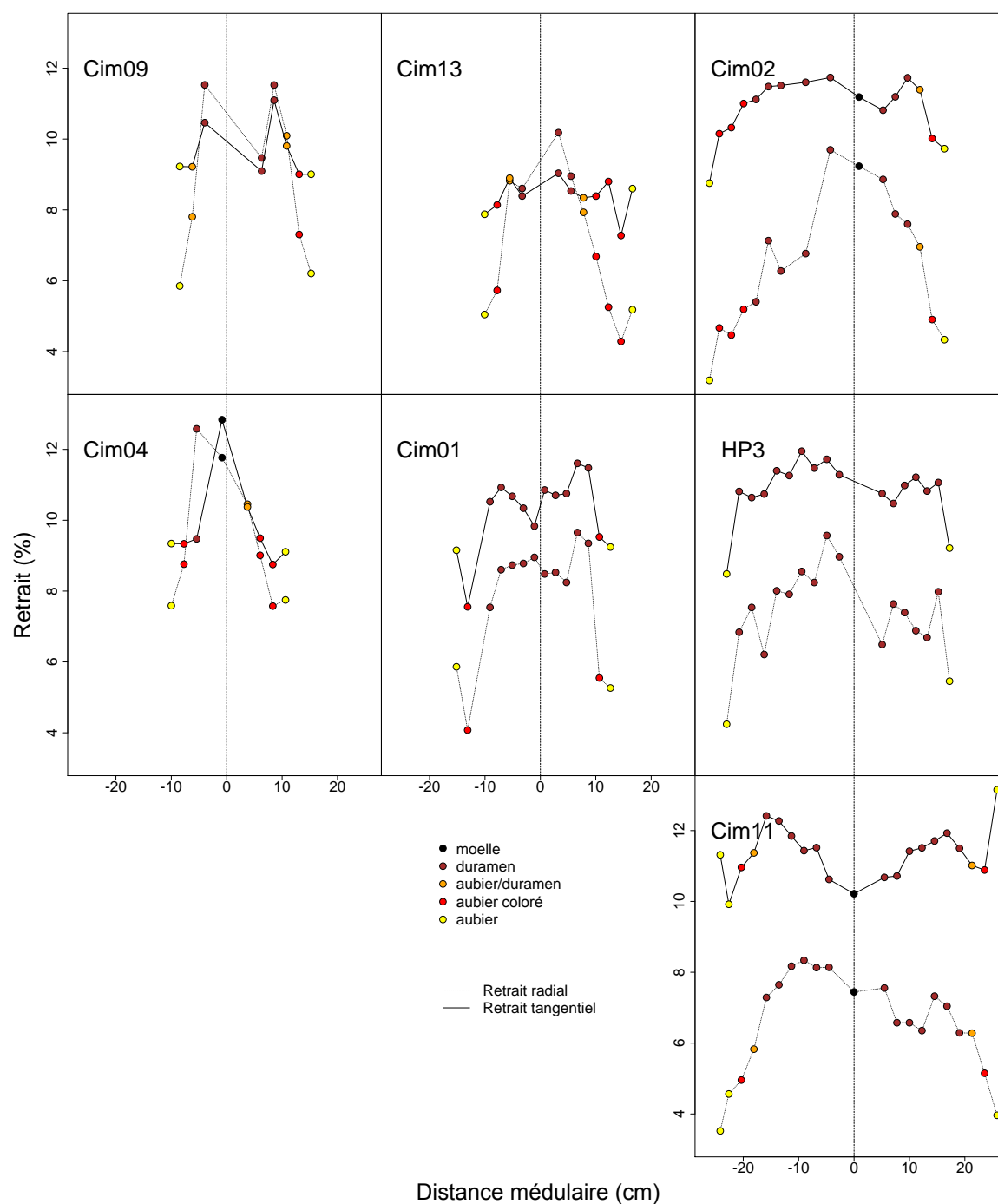


Figure 28 : Le retrait radial (R_{rad}) et tangentiel (R_{tan}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.

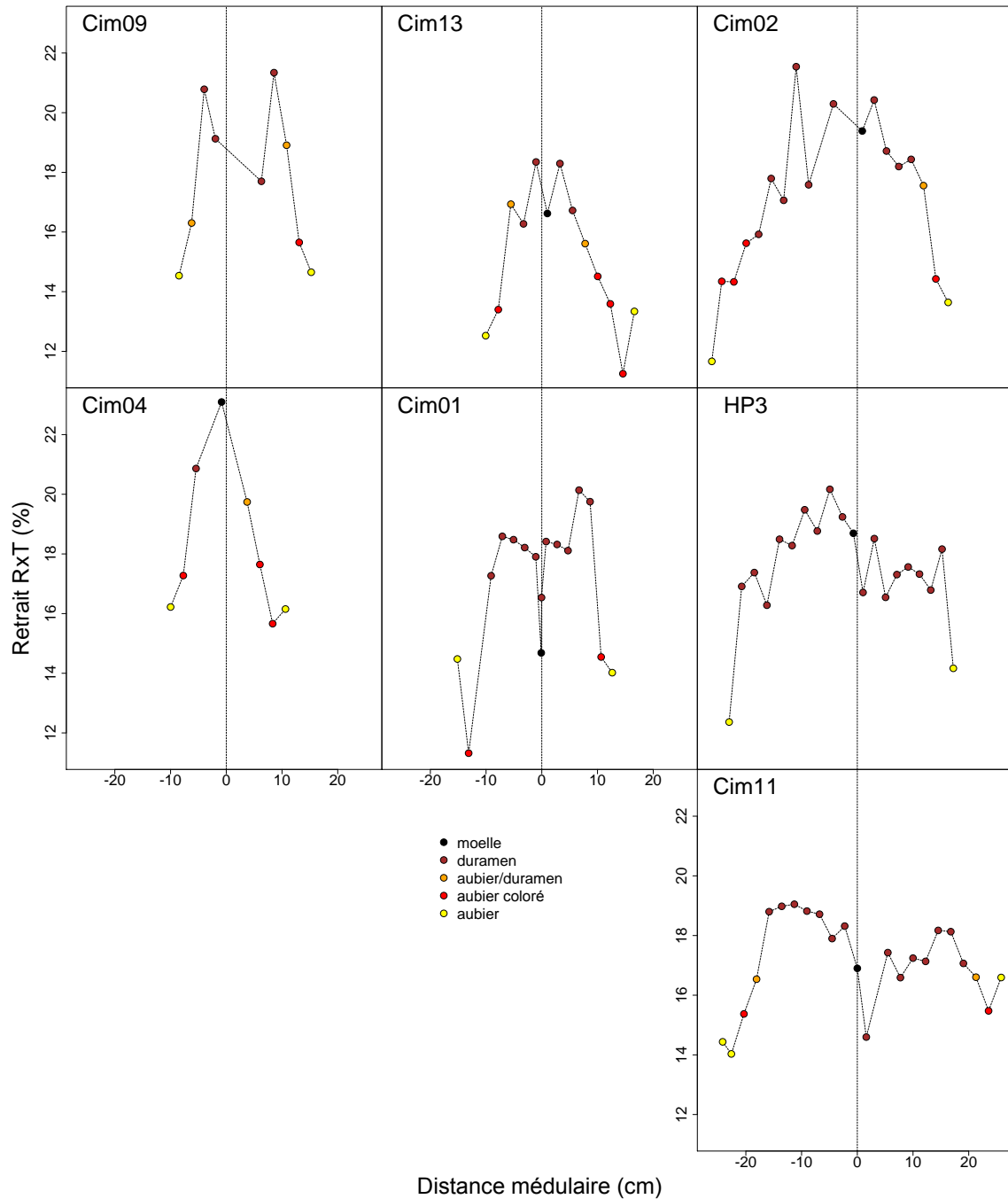


Figure 29 : Le retrait surfacique (R_{RT}) en fonction de la distance à la moelle pour chaque arbre.

a. Variabilité inter-individuelle du retrait

Tous types de bois confondus, des différences significatives entre arbres pour R_{rad} et R_{tan} sont observées (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16.08$, ddl = 6, p-v = 0.01, et $\chi^2 = 45.01$, ddl = 6, p-v. < 0.001), mais pas pour R_{RT} (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 10.34$, ddl = 6, p-v = 0.1). Pour chaque type de retraits mesurés dans le duramen, on distingue des différences significatives entre individus (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 26.63$, ddl = 6, p-v < 0.001, $\chi^2 = 21.55$, ddl = 6, p-v = 0.001 et $\chi^2 = 13.43$, ddl = 6, p-v = 0.03) alors qu'il n'y en a aucune dans l'aubier clair (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 11.89$, ddl = 6, p-v =

0.06, $\chi^2 = 10.05$, ddl = 6, p-v = 0.1 et $\chi^2 = 10.49$, ddl = 6, p-v = 0.1), même si l'arbre Cimll a un retrait plus important.

Les retraits R_{tan} , et R_{RT} de l'aubier coloré présentent des différences significatives entre individus (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 11.9$, ddl = 5, p-v = 0.03 et $\chi^2 = 11.38$, ddl = 5, p-v = 0.04), alors que l'on en détecte aucune pour R_{rad} (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 9.8$, ddl = 5, p-v = 0.08).

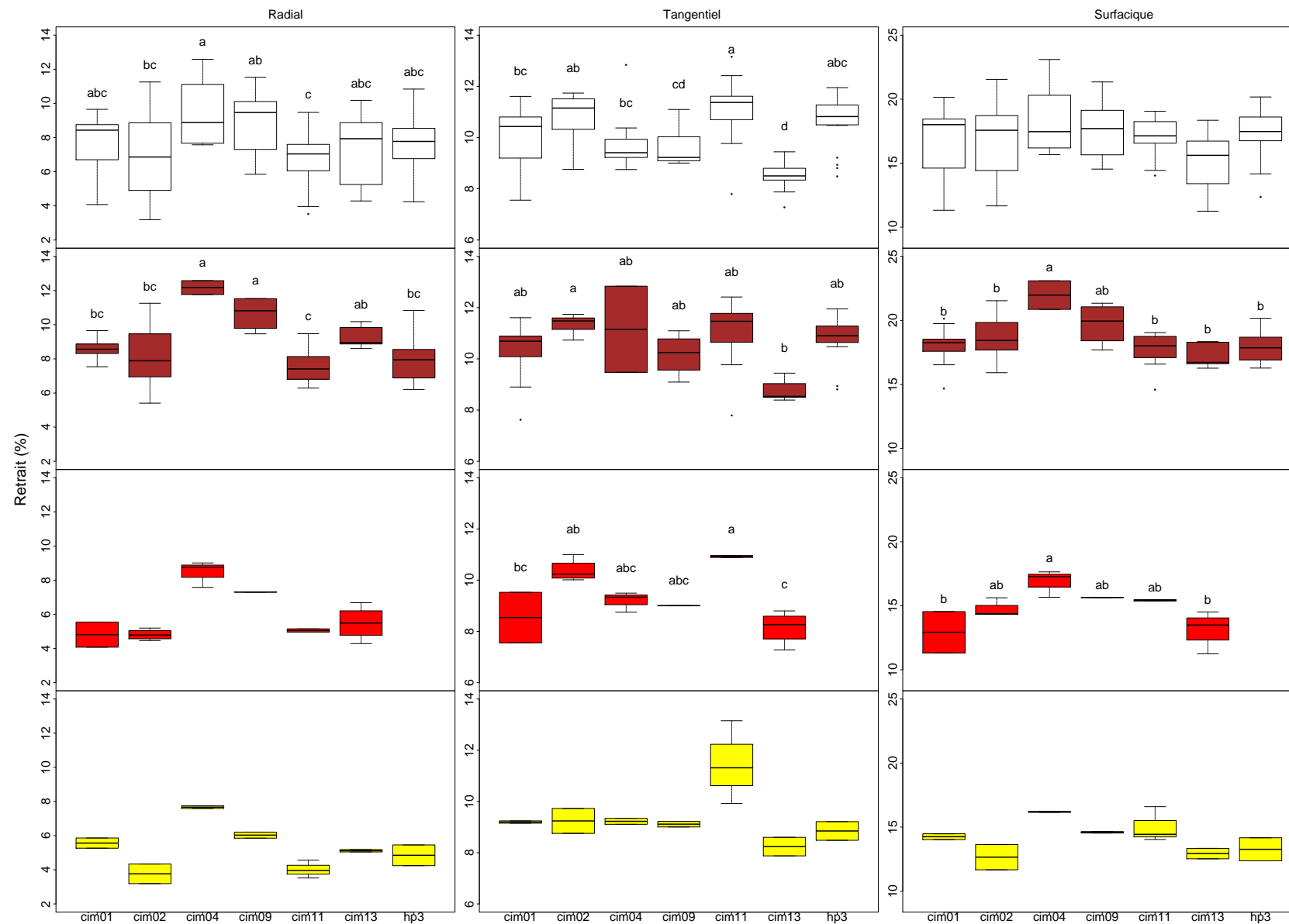


Figure 30 : Variations inter-individuelles du retrait en fonction des différents types de bois.
Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif.

5. Durabilité naturelle

a. Durabilité naturelle et type de bois

La durabilité naturelle des éprouvettes varie clairement en fonction du type de bois considéré. Avec une moyenne de perte de masse de 16.3%, les éprouvettes d'aubier clair sont les moins durables, alors que les éprouvettes de duramen sont les plus durables (4.35%). Il est intéressant de noter que les éprouvettes d'aubier coloré sont significativement plus durables (13.5%) que les éprouvettes d'aubier clair. Les éprouvettes mixtes (aubier-duramen) occupent une position intermédiaire (8.1%). Il convient de rappeler que ces données de durabilité ne sont valables que pour le type d'essai court que nous avons utilisé.

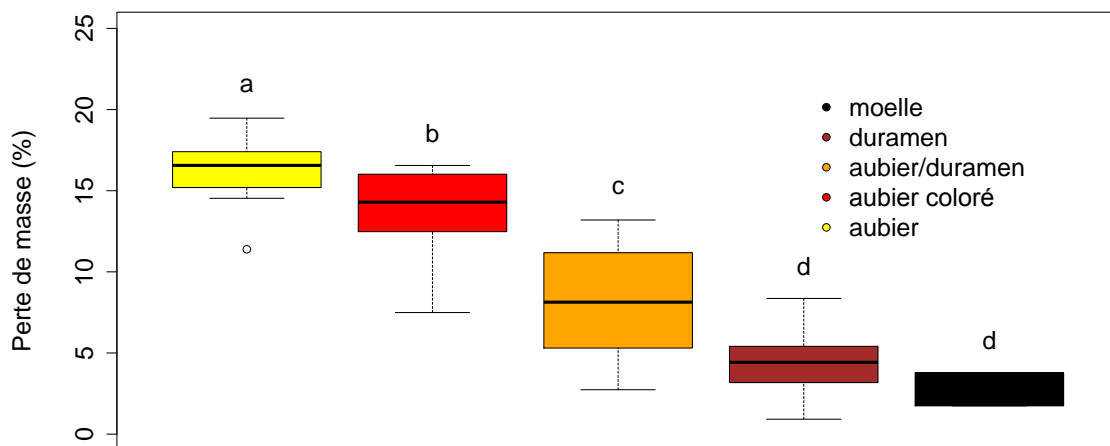


Figure 31 : Variations de la perte de masse en fonction du type de bois.

Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 60.9$, ddl = 4, $p < 0.001$).

b. Profil radial de la durabilité naturelle

La perte de masse est forte en périphérie du tronc (i.e. dans l'aubier) et faible au centre du tronc (i.e. dans le duramen) (Figure 32). Au sein du duramen, depuis la moelle vers la périphérie, on dénote une légère diminution de la perte de masse dans les 10 premiers centimètres suivie d'une augmentation. Depuis la moelle vers la périphérie, le duramen est peu durable, puis un peu plus durable, et peu durable aux abords de la zone de transition aubier-duramen. Cependant, malgré de légères variations dans le duramen en fonction de la position radiale, la durabilité du duramen reste relativement stable chez certains arbres (Cim13, Cim09). On constate également une diminution graduelle de la durabilité depuis la zone de transition aubier-duramen vers l'écorce, avec des éprouvettes d'aubier coloré relativement plus durables que les éprouvettes d'aubier clair, justifiant la différence significative de perte de masse observée entre ces deux tissus (Figure 31).

c. Variations inter-individuelle de la durabilité naturelle

Pour l'aubier coloré et l'aubier clair, il n'existe aucune différence significative de durabilité naturelle entre les individus échantillonnés (test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 6.79$, ddl = 6, $p.v = 0.3$ et $\chi^2 = 2.97$, ddl = 5, $p.v = 0.7$). Par contre, il existe des différences significatives de durabilité naturelle pour le duramen entre individus (test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 20.94$, ddl = 5, $p.v < 0.001$) (Figure 33). Les arbres Cim02 et Cim09 sont significativement moins durables que l'arbre HP3, les autres arbres formant un groupe à durabilité naturelle intermédiaire.

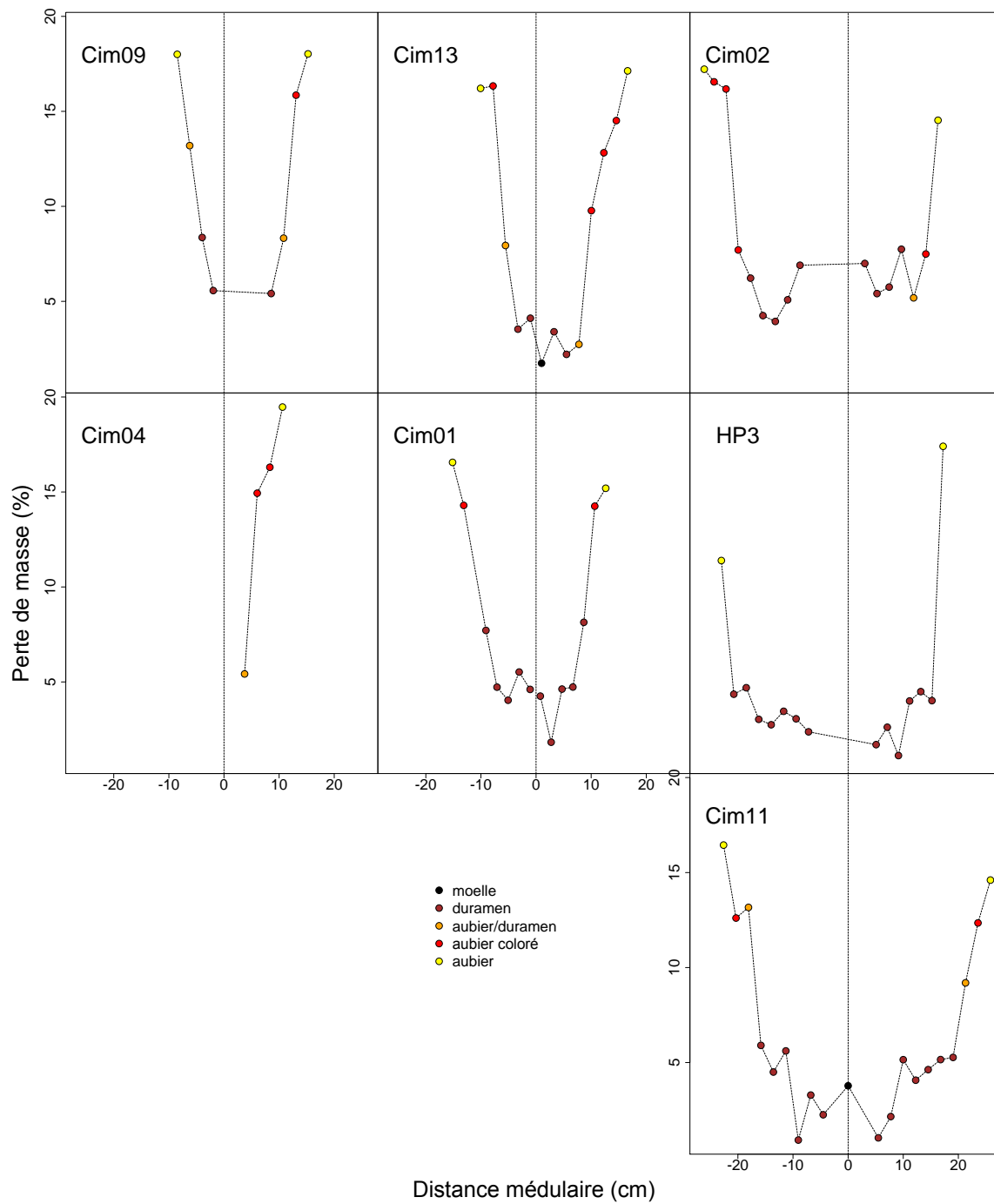


Figure 32 : Le profil radial de perte de masse.

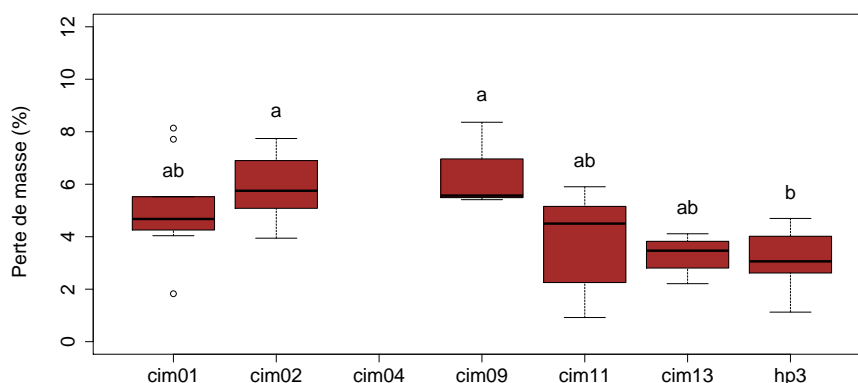


Figure 33 : Variations inter-individuelles de la perte de masse (%) du duramen.

6. Corrélation entre les propriétés mesurées

La Table 9 présente les corrélations entre les propriétés énoncées précédemment des échantillons des 3 types de bois séparément. La position radiale est positivement corrélée à l'ID et D12 dans le duramen mais négativement corrélée dans l'aubier clair. Quel que soit le type de bois, on observe une corrélation négative entre la position radiale et R_{rad} et une corrélation négative avec l'anisotropie. R_{tan} est négativement relié à la position radiale dans le duramen et l'aubier coloré seulement. On ne détecte aucune corrélation entre la position radiale et R_{RT} quel que soit le type de bois. L'ID n'est pas corrélée à R_{RT} alors que R_{rad} est positivement relié à ID dans l'aubier et négativement dans le duramen. Logiquement, R_{tan} et R_{rad} ont des effets inverses sur le coefficient d'anisotropie (Ani) néanmoins, la significativité de l'effet de R_{tan} s'estompe dans l'aubier.

La perte de masse est corrélée à R_{RT} et R_{tan} dans le duramen seulement.

On observe également une corrélation négative entre la perte de masse et le module d'élasticité spécifique (E/p). Le lien entre E/p et la perte de masse n'étant pas attendue, la relation entre ces deux variables a été vérifiée par analyse graphique et s'avère être due à l'effet de l'arbre Cim11, dont la contribution à l'échantillonnage est importante, pour lequel le profil de perte de masse le long du rayon est l'inverse du profil de E/p .

Des modèles linéaires montrent que R_{rad} est significativement expliqué par la position radiale et l'ID uniquement pour les arbres Cim02 ($p-v. < 0.001$, $R^2 = 0.8$, $R^2 = 0.88$) et HP3 ($p-v. < 0.01$, $R^2 = 0.4$, $R^2 = 0.43$). R_{tan} est significativement expliquée par la position radiale et l'ID uniquement pour les arbres Cim01 ($p-v. < 0.05$, $R^2 = 0.4$, $R^2 = 0.58$) et Cim11 ($p-v. < 0.01$, $R^2 = 0.66$, $R^2 = 0.42$). Les corrélations négatives entre R_{rad} et position radiale et ID et positives entre R_{tan} et position radiale et ID (Table 9) sont attribuées aux effets des 4 arbres mentionnés précédemment.

Table 9 : Matrice des corrélations de Spearman des traits mesurés, prenant en compte séparément les éprouvettes de duramen, d'aubier coloré et d'aubier clair.

Significativité *** <0.001, ** <0.01, * <0.05, . <0.1. E/p : module d'élasticité spécifique ; E, module d'élasticité ; ID, infradensité ; D12, densité à 12%, R_{rad}, retrait radial ; R_{tan}, retrait tangentiel ; R_{RT}, retrait surfacique ; Ani, coefficient d'anisotropie ; PSF_{RT}, point de saturation des fibres estimé sur retrait surfacique ; Pos, position radiale : pm, perte de masse.

E/p	E	ID	D12	R _{rad}	R _{tan}	R _{lon}	R _{RT}	Ani	PSF _{RT}	Pos	
-0.42**	-0.36*	0.14	-0.06	0.02	0.31*	-0.09	0.29*	0.09	0.31.	0.24.	pm
	0.69***	-0.16	-0.02	0.00	-0.38**	0.18	-0.17	-0.14	-0.46***	-0.31*	E/p
		0.52***	0.66***	-0.16	-0.06	-0.01	-0.07	0.12	-0.64***	0.18	E
			0.90***	-0.31*	0.35**	-0.02	0.00	0.41**	-0.31*	0.60***	ID
				-0.16	0.26.	-0.14	0.13	0.24.	-0.39**	0.50***	D12
					-0.21	0.02.	0.70***	-0.92***	0.24.	-0.66***	R _{rad}
						-0.24	0.44***	0.52***	0.23.	0.48***	R _{tan}
							-0.17	-0.13	-0.10	-0.09	R _{lon}
								-0.41**	0.39**	-0.21	R _{RT}
									-0.15	0.76***	Ani
										-0.05	PSF _{RT}
DURAMEN											
-0.37	-0.31	0.15	0.47.	0.11	-0.32	0.12	-0.11	-0.21	0.04	-0.15	pm
	0.95***	-0.48.	-0.56*	0.20	-0.01	0.04	0.20	-0.18	0.03	0.03	E/p
		-0.26	-0.34	0.09	-0.23	0.10	0.04	-0.23	-0.13	-0.02	E
			0.81***	-0.25	-0.46.	0.03	-0.46.	-0.11	-0.44.	-0.21	ID
				-0.14	-0.53*	0.23	-0.36	-0.19	-0.30	-0.21	D12
					-0.10	0.34	0.75***	-0.81***	0.50*	-0.79***	R _{rad}
						-0.56*	0.41	0.61*	0.42.	0.55*	R _{tan}
							0.11	-0.47.	0.03	-0.45	R _{lon}
								-0.42.	0.86***	-0.34	R _{RT}
									-0.22	0.90***	Ani
										-0.12	PSF _{RT}
AUBIER COL											
0.09	0.20	0.29	0.03	0.70**	-0.17	0.33	0.42	-0.63*	-0.19	-0.34	pm
	0.92***	0.16	-0.02	-0.09	-0.40	-0.08	-0.19	-0.05	-0.51.	-0.03	E/p
		0.45.	0.34	0.18	-0.42	-0.03	-0.07	-0.29	-0.57*	-0.31	E
			0.79***	0.50.	-0.25	0.15	0.12	-0.57*	-0.57*	-0.70**	ID
				0.59*	-0.21	0.15	0.17	-0.59*	-0.30	-0.75**	D12
					-0.16	0.45	0.55*	-0.91***	0.03	-0.80***	R _{rad}
						-0.18	0.54*	0.47.	0.60*	0.17	R _{tan}
							0.06	-0.59*	0.01	-0.36	R _{lon}
								-0.31	0.59*	-0.31	R _{RT}
									0.14	0.82***	Ani
										0.18	PSF _{RT}
AUBIER											

a. Lien entre retrait et perte masse

De l'aubier vers le duramen, le retrait augmente, suggérant une forte implication de la présence d'extraits dans l'augmentation du retrait. La perte de masse est plus faible dans le duramen grâce à la présence d'extraits. Si l'on considère la perte de masse du duramen inversement proportionnelle à la quantité d'extraits, on s'attend alors à observer un effet de la quantité d'extrait du duramen sur le retrait et donc, une relation négative entre le retrait et la perte de masse. Cependant, on observe une relation positive entre la perte de masse et R_{tan} et R_{RT} (Table 9). Cette relation est vérifiée par le lien entre la perte de masse moyenne du duramen de l'individu en fonction de son R_{RT} moyen (p-v. <0.01 , $R^2=0.72$), qui est cependant absent pour les autres types de retraits. Dans le duramen, plus l'arbre présente une perte de masse importante, plus son retrait surfacique est important.

b. Corrélation entre les caractéristiques des arbres et les propriétés du bois

Table 10 : Corrélation de Spearman entre les traits du bois et les caractéristiques des arbres.

Inter., intercept ; μID_c , moyenne ID_c ; μID , moyenne ID ; μID_{top} , moyenne ID du haut de l'arbre ; R_{rad} , R_{tan} , R_{RT} , retrait radial, tangentiel et surfacique ; DBH/DUF , ratio DBH et diamètre sous-fourche ; SWt , épaisseur d'aubier ; HWd , diamètre de duramen ; H/D , ratio hauteur-diamètre ; H , hauteur ; Ht , hauteur du tronc ; Hc , hauteur de la couronne ; $VolC$, $VolT$, volumes des tiges de la couronne et du tronc ; $nARB$, $nLRB$ et $nDRB$, nombre de branches réitérées totales, vivantes et mortes ; $pDRB$, proportions de branches mortes. (Significativité: '***' <0.001 , '**' <0.01 , '*' <0.05 et '.' <0.1)

Infradensité					Retrait								Perte de masse		E/p	
Gradient Radial		Moyennes			Duramen			Aubier			Anisotropie		Duramen	Aubier		
Inter.	Pente	μID_c	μID	μID_{top}	R_{rad}	R_{tan}	R_{RT}	R_{rad}	R_{tan}	R_{RT}	Aub	Dur				
-0.06	-0.45	0.30	0.37	0.61.	-0.90**	0.77*	-0.66.	-0.79*	0.55	-0.34	0.83*	0.95**	-0.49	-0.88**	0.31	DBH
-0.27	0.51	-0.31	-0.30	-0.38	0.73.	-0.40	0.71.	0.74.	-0.02	0.68.	-0.45	-0.57	-0.26	0.69.	-0.97***	DBH/DUF
-0.50	0.16	-0.33	-0.32	-0.07	-0.13	0.00	-0.17	-0.29	0.53	0.13	0.53	0.14	-0.09	0.07	-0.46	SWt
0.03	-0.54	0.35	0.40	0.64.	-0.95**	0.77*	-0.74.	-0.87*	0.46	-0.47	0.82*	0.96***	-0.46	-0.93**	0.57	DUF
0.08	-0.55	0.43	0.50	0.69*	-0.87*	0.78*	-0.63	-0.72.	0.42	-0.36	0.69.	0.92**	-0.48	-0.91**	0.43	HWd
0.10	0.34	-0.46	-0.50	-0.71*	0.89**	-0.90**	0.57	0.78*	-0.48	0.37	-0.78*	-0.98***	0.23	0.88**	-0.42	H/D
-0.05	-0.44	0.15	0.20	0.27	-0.82*	0.40	-0.81*	-0.75.	0.43	-0.38	0.74.	0.75.	-0.77.	-0.79*	0.15	H
-0.14	-0.16	0.23	0.29	0.32	-0.31	0.33	-0.19	-0.14	0.41	0.18	0.34	0.42	-0.56	-0.35	-0.49	Ht
0.16	-0.50	-0.12	-0.12	-0.06	-0.55	0.06	-0.69.	-0.68.	-0.01	-0.65	0.43	0.34	-0.24	-0.48	0.77*	Hc
-0.16	-0.39	0.20	0.27	0.68*	-0.84*	0.80*	-0.57	-0.83*	0.44	-0.45	0.82*	0.93**	-0.33	-0.82*	0.42	VolC
0.03	-0.51	0.30	0.38	0.67*	-0.83*	0.79*	-0.56	-0.70.	0.58	-0.23	0.77*	0.92***	-0.46	-0.83*	0.29	VolT
-0.10	-0.37	0.38	0.44	0.72*	-0.88**	0.86*	-0.59	-0.77*	0.50	-0.35	0.79*	0.97***	-0.28	-0.86*	0.30	nARB
-0.44	-0.09	0.05	0.10	0.54	-0.76*	0.75.	-0.50	-0.84*	0.58	-0.36	0.93**	0.86*	-0.05	-0.63	0.13	nLRB
0.20	-0.50	0.64.	0.70*	0.76*	-0.78*	0.75*	-0.52	-0.53	0.29	-0.29	0.47	0.82*	-0.32	-0.85*	0.35	pDRB
0.17	-0.53	0.57.	0.64.	0.76*	-0.81*	0.78*	-0.54	-0.58	0.36	-0.28	0.55	0.86*	-0.37	-0.87*	0.36	nDRB

L'infradensité (ID) et ses différentes variables corrént relativement peu avec les traits structuraux des arbres. On observe cependant une corrélation positive entre la moyenne de l>ID et le nombre et la proportion de branches mortes ($pDRB$ et $nDRB$). La moyenne de l>ID au sommet de l'arbre (μID_{top}) est corrélée positivement aux traits eux-mêmes positivement (DBH , HWd , $VolC$, $VolT$, ...) et négativement (H/D) corrélés à la taille de l'arbre. De la même

manière, R_{rad} dans le duramen comme dans l'aubier est négativement corrélé à la taille des arbres (DBH, DUF, VolC, VolT), alors que R_{tan} dans le duramen est positivement corrélé à la taille de l'arbre. L'anisotropie est également plus forte pour les grands arbres. La perte de masse du duramen ne corrèle pas avec les traits structuraux, alors que la perte de masse de l'aubier est négativement corrélée à la taille des arbres, suggérant que les gros arbres présentent un aubier plus durable que les petits. Le module d'élasticité spécifique moyen (E/ρ) corrèle positivement avec la hauteur de la couronne et négativement avec le ratio DBH/DUF. Les forts ratios DBH/DUF décrivent de jeunes arbres avec un tronc très conique. L'arbre Cim04 présente un ratio très fort et une couronne longue mais également E/ρ moyen très faible contrairement aux autres arbres (Annexe 3). La corrélation observée peut être attribuée à l'effet de cet arbre.

IV. Discussion

1. La variation ontogénique de l'infradensité dans les différentes dimensions de l'arbre

L'analyse des mesures d'infradensité (ID) dans les arbres échantillonnés révèle une forte variabilité expliquée tant à l'échelle inter-individuelle (22.2 %) qu'à l'échelle intra-individuelle (22.9% expliquée par la hauteur et 53.3% expliquée par la variation le long du rayon). La dimension radiale (i.e. de la moelle vers l'écorce) est donc porteuse de la plus grande part de variabilité chez l'Angélique. Le gradient observé est plus fort à la base de l'arbre, incluant du bois formé par l'arbre très jeune jusqu'au bois formé récemment. Ce gradient radial à la base est en quelque sorte un récit de l'ontogénèse de l'arbre au travers de son bois ; L'ID mise en place dans les parties jeunes des tiges de la couronne est souvent plus dense et est également contemporain du bois mis en place au centre du tronc. Cette considération illustre un gradient ontogénique d'ID longitudinal dans l'arbre, porteur de moins de variabilité que le gradient radial, mais qui demeure tout de même non négligeable (22.9%). La discussion portera dans un premier temps sur le gradient radial observé à la base des arbres.

a. Le gradient radial : variabilité de forme et implications fonctionnelles

La caractéristique commune de tous les arbres échantillonnés est l'augmentation d'ID depuis la moelle vers l'écorce. Ce type de variation d'ID est généralement considéré comme une caractéristique de plantes pionnières ou héliophiles (Wiemann & Williamson, 1988 ; Wiemann & Williamson, 1989a; Wiemann & Williamson, 1989b) et interprété comme une adaptation à un mode de croissance favorisant dans un premier temps une croissance en hauteur importante à défaut d'un bois dense, puis favorisant dans un second temps la rigidification et la pérennisation de la structure arborescente par la mise en place d'un bois plus dense à défaut d'une croissance en hauteur plus faible. Les variations radiales d'ID, extrêmes chez les pionniers (Wiemann & Williamson, 1988), peuvent donc être également importantes chez des plantes hémi-tolérantes comme l'Angélique, confirmant les résultats de (Nock *et al.*, 2009). L'hémi-tolérance de l'Angélique (Forget, 1988) se traduit par la capacité à croître rapidement en réponse à une luminosité importante ou plus lentement en réponse à une luminosité plus faible. Cette plasticité de stratégie vis-à-vis de la lumière peut potentiellement expliquer la diversité de patron de variations d'ID rencontrées à la base du

tronc. L'effort de modélisation à l'échelle individuelle a permis l'établissement de 3 patrons de variations radiales d'ID : linéaire, convexe ou concave. Le profil linéaire, le plus courant, suggère une augmentation proportionnelle de l'ID par unité de distance à la moelle quelle que soit la position radiale considérée. Les patrons convexes et concaves se distinguent par la présence de 2 phases d'augmentation de l'ID le long du rayon. Le patron convexe suggère une première phase au cours de laquelle, l'ID reste faible et varie peu suivie d'une phase de forte augmentation. Ce type de profil a été observé chez *Schizolobium parahyba* (Williamson *et al.*, 2012), une essence héliophile, et est considéré comme l'adaptation à la distinction bien marquée d'une première phase de croissance du tronc très rapide (monopodiale chez *Schizolobium*) avec très peu d'investissement dans la ramification, suivie d'une phase de mise en place de la couronne accompagnée par une augmentation rapide de l'ID le long du rayon. Le patron concave suggère une stratégie de croissance différente, avec une première phase au cours de laquelle l'ID augmente très rapidement à mesure que l'on s'éloigne de la moelle suivie d'une seconde phase au cours de laquelle l'augmentation est beaucoup plus faible suggérant l'atteinte d'une ID quasi-stable le long du rayon. De nombreux travaux ont montré que pour une même espèce, la valeur d'ID atteinte sous écorce est proportionnelle à l'âge de la plante (Rueda & Williamson, 1992; De Castro *et al.*, 1993 ; Williamson & Wiemann, 2010b). De ce fait, deux arbres de la même espèce et du même âge mais de taille différentes présenteront la même ID sous écorce, seules les pentes décrivant la relation entre l'ID et la position sur le rayon de bois seront différentes (Williamson & Wiemann, 2010b). On peut alors émettre une hypothèse quant au lien entre la forme du profil radial d'ID et le dynamisme de la plante, lui-même influencé par les conditions lumineuses de croissance. Pour simplifier le propos, prenons l'exemple de 3 Angéliques ayant le même âge, la même taille mais présentant 3 profils radiaux d'ID distincts (convexe, linéaire et concave) (Figure 34).

L'Angélique A est exposée à une forte luminosité lui permettant une forte croissance en hauteur pendant plusieurs années. La prise de hauteur est synonyme d'un risque accru face au flambement (i.e. perte d'autoportance de la tige), et sera contrecarré par la mise en place de cernes plus épais, dans les premières années de la vie de la plante. Une fois une hauteur suffisante atteinte, la couronne se développera, la densité sous écorce augmentera avec l'âge de la plante et les cernes mis en place seront moins épais au profit du développement de la couronne. Ce type de développement engendrera un profil convexe.

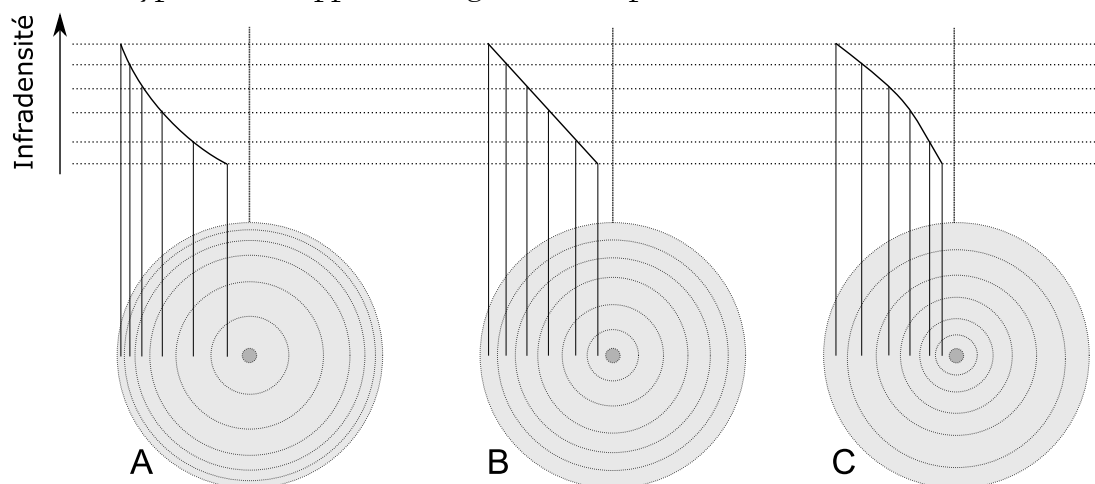


Figure 34 : Lien potentiel entre conditions de croissance et type de profil radial d'ID chez l'Angélique.

L'Angélique B est exposée à une luminosité intermédiaire, ne permettant pas une croissance en hauteur si rapide que l'Angélique A, mais tout de même assez importante. La plante poussera en hauteur de manière modérée et graduelle résultant dans une constance ou une augmentation faible de l'épaisseur de cerne. Ce type de développement résultera dans un profil linéaire.

L'Angélique C est exposée à une luminosité très faible, permettant seulement une croissance en hauteur très lente résultant dans la mise en place de cerne très fins, durant les premières années. Après une croissance en hauteur pénible les premières années, l'arbre bénéficiera de la chute d'un arbre voisin ou aura atteint une luminosité assez importante lui permettant d'initier la mise en place de sa couronne. Cette libération plus tardive que celle des Angéliques A et B, induit une ID atteinte au moment de la réitération plus importante. Pour répondre aux besoins mécaniques induits par le développement de la couronne, l'arbre mettra alors en place des cernes plus épais et atteindra les diamètres des Angéliques A et B. Ce type de développement résultera dans un profil concave.

Les 3 exemples présentés peuvent partiellement répondre à la diversité des profils d'ID rencontrés chez l'Angélique, et représentent une hypothèse plausible expliquant le lien entre types de profils d'ID et condition de croissance au sein d'une même espèce présentant une plasticité importante de tempérament vis-à-vis de la lumière.

Malheureusement, la lecture des cernes chez l'Angélique reste relativement complexe due à leur petite taille et à la difficulté d'identifier leurs limites spécialement à cœur (Détienne & Barbier, 1988). Cette hypothèse mériterait d'être vérifiée chez une essence à croissance rapide, présentant une importante diversité de profils, ainsi que des cernes épais et bien marqués.

b. Le gradient vertical

Dans le tronc, quelle que soit la taille de l'arbre, on observe une diminution de l'ID moyenne avec la hauteur alors qu'à cœur elle ne varie pas (Figure 35). Cette observation vient contrecarrer le patron observé chez *Ochroma pyramidale* (Rueda & Williamson, 1992), chez qui il a été observé une augmentation de l'ID à cœur avec la hauteur. Chez *Ochroma*, la densité sous-écorce est également plus faible en bas du tronc, le patron inverse est observé chez l'Angélique (Figure 35).

Dans la couronne au contraire, l'ID augmente avec la hauteur chez les grands arbres. Ce patron ne s'exprime pas chez les arbres plus petits, dans lesquels l'ID reste stable dans la couronne. Cette différence pourrait alors s'expliquer par un effet lié au petit diamètre des branches de la couronne des petits arbres. Ces résultats ne sont pas en accord avec le 'time constant model' qui stipule que le bois mis en place au même moment présente la même ID quelle que soit la position dans l'arbre.

La variation verticale, même si elle est plus faible que la variation radiale, explique plus de 20% de la variance de l'ID au sein de tous les arbres échantillonnés et représente donc une source d'imprécision potentielle dans les méthodes actuelles d'estimation de biomasse.

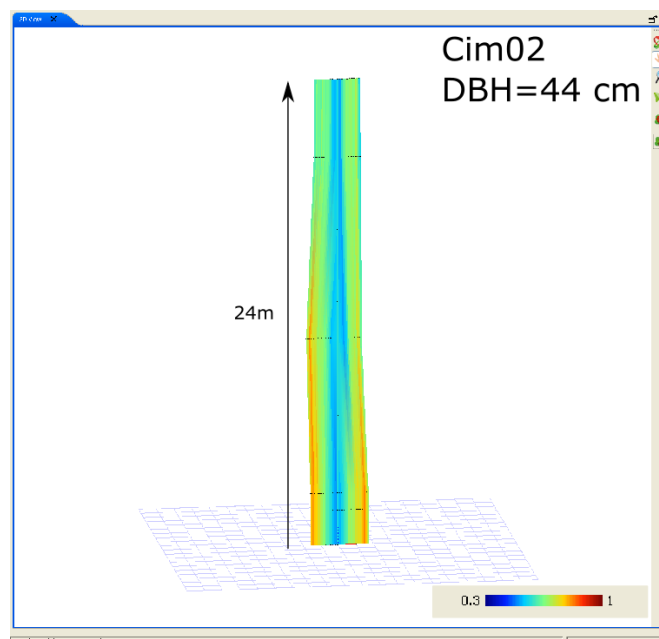


Figure 35 : Représentation de l'infradensité dans le tronc d'un arbre prélevé avec le logiciel Xplo (Griffon & de Coligny, 2014).

La méthode consiste en une interpolation linéaire entre plusieurs profils radiaux de référence.

c. La prise en compte de l'ID corrigée.

L'effort de prise en compte de l'ID corrigée révèle que (1) l'accumulation de métabolites dans le duramen n'a pas de conséquences sur l'allure du profil radial d'ID et que chez l'Angélique le duramen ne présente pas une ID plus forte que l'aubier, ce qui est généralement accepté. Le gain en masse d'un volume de bois donné par l'accumulation de métabolites n'est donc pas suffisant pour masquer la forte variation d'ID observée sur le rayon.

La prise en compte de l'ID révèle également (2) que l'aubier est très chargé en composés secondaires impactant l'ID et permet de comprendre la différence d'ID observée entre l'aubier situé en périphérie de la section, (i.e. très proches de l'écorce), et l'aubier plus profond. En effet, la limite de ces deux zones d'aubier se distingue par une chute abrupte d'ID dans la zone très proche de l'écorce. De manière générale, l'extrapolation du patron de variation radiale d'ID corrigée dans la zone sous écorce coïncide bien avec l'ID non-corrigée de cette zone. Il semble peu probable que cette zone correspondent à un bois dont la maturation est inachevée puisqu'elle peut mesurer plusieurs cm d'épaisseur et donc contenir plusieurs cernes formés de bois mature. On peut donc en déduire que cette zone d'aubier ne contient pas ou très peu d'extractibles. Il serait intéressant de comprendre pourquoi l'accumulation d'extraits de l'aubier ne commence pas directement dans les cernes les plus contemporains. Une hypothèse intéressante serait que cette zone soit dédiée à la conduction des sèves brutes et qu'au moment de la perte de fonctionnalité des vaisseaux, l'aubier commence à se charger en composés secondaires. Ces composés peuvent être des précurseurs des métabolites qui imprégneront plus tard les parois cellulaires pour former le duramen ou encore des composés secondaires participant à la défense active de l'aubier. Ils peuvent également rentrer dans la composition de gommés et être responsables du remplissage et de la protection des vaisseaux qui ne sont plus fonctionnels (Chattaway, 1949; Saitoh *et al.*, 1993).

Si cette hypothèse était confirmée, la variation d'ID dans la zone proche de l'écorce pourrait être utilisée comme un indicateur de la zone d'aubier effective dans la fonction hydraulique.

L'accumulation de composés secondaires dans l'aubier suggère une duraminisation de type II ('Juglans-type'), que l'on oppose au type I ('Robinia-type') pour lequel, l'aubier est exempt d'extractibles. Le type II est peu fréquent (Magel, 2000 ; Kampe & Magel, 2013) et n'a été observé que chez des espèces de zone tempérée. L'Angélique et le Teck (Niamké *et al.*, 2011) pourraient être les deux seules espèces tropicales actuellement connues pour une formation de bois de cœur de type II.

2. Le retrait dimensionnel du bois au séchage

a. Les effets de la duraminisation sur le retrait dimensionnel

Un résultat fort de ce chapitre réside dans la différence importante de retrait au séchage entre l'aubier et le duramen. Chez l'Angélique, le retrait est plus important dans le duramen que dans l'aubier. Le fort retrait du duramen est attribué à l'effet des extractibles. Ce résultat est appuyé par la valeur du retrait observé dans l'aubier coloré qui est intermédiaire à celui de l'aubier clair et du duramen, même si la différence de retrait entre l'aubier clair et l'aubier coloré n'est pas significative. L'accumulation de composés secondaires dans l'aubier profond pourrait avoir un effet positif sur le retrait. Ce résultat contraste avec les résultats de J. Bossu (Bossu, 2015) au sujet de la Bagasse (*Bagassa guianensis*, Moraceae) et chez qui, le duramen présente un retrait plus faible que l'aubier. La différence de comportement au séchage observée entre le duramen de l'Angélique et de la Bagasse réside sans doute dans la nature chimique des extractibles. Alors que chez la Bagasse, le Point de Saturation des Fibres (PSF) du duramen est plus faible que celui de l'aubier, celui de l'Angélique est plus élevé dans le duramen que dans l'aubier. On imagine donc que les extraits de l'Angélique ont un effet antagoniste à ceux de la Bagasse sur le retrait, expliqué par une différence d'affinité entre les extraits et l'eau. Les extraits seraient hydrophiles chez l'Angélique et serait responsable de l'augmentation du PSF par une augmentation des sites de liaisons entre la paroi et l'eau. Chez la Bagasse, les extraits seraient hydrophobes et diminueraient par conséquent les sites de liaisons de l'eau et le PSF.

La présence des extraits augmente le retrait dans le duramen, mais quel est l'effet quantitatif de ces extraits sur le retrait ? Il paraît logique que la perte de masse (i.e. l'opposé de la durabilité naturelle) soit négativement liée à la quantité d'extraits à l'échelle intraspécifique. On s'attend donc à ce que les éprouvettes de bois où les arbres présentant un duramen très durable, présentent également un retrait très important en réponse à une forte teneur en extractibles. Étonnamment, on observe une relation positive entre la perte de masse moyenne et le retrait surfacique (R_{RT}) moyen de l'individu. Cette relation est également observée concernant R_{RT} ainsi que le retrait tangentiel (R_{tan}) à l'échelle du jeu de données complet. Ce résultat contre-intuitif peut être expliqué par des effets de complexation entre les extraits du duramen lorsque présents en grande quantité. La forte quantité d'extraits augmenterait les liaisons entre les extraits eux-mêmes, diminuant ainsi les sites de liaisons des extraits à l'eau, réduisant le retrait. Cette hypothèse est renforcée par la significativité marginale de la corrélation positive observée entre le PSF_{RT} et la perte de masse des échantillons de duramen (Table 9).

b. L'anisotropie du retrait

Nous avons également constaté une augmentation de l'anisotropie du retrait en fonction de la position radiale, résultant d'un aubier plus anisotrope que le duramen. L'effet des extraits sur le retrait dimensionnel présenté précédemment interroge sur l'implication des extraits dans la valeur de l'anisotropie. Les extraits, de par leur présence, pourraient-ils augmenter ou diminuer le retrait préférentiellement dans une ou dans deux dimensions simultanément ? Il paraît peu probable que les extraits aient un effet sur l'anisotropie car cela suggérerait une imprégnation préférentielle des parois des fibres dans le plan tangentiel ou radial. On favorisera alors une hypothèse expliquant la modification de la « géométrie anatomique » au cours de l'ontogénèse appuyé par le fait que les plus gros arbres présentent la plus forte anisotropie du retrait et que cette dernière est fortement positivement corrélée à la position radiale au sein de chaque type de bois.

De par sa construction mathématique l'anisotropie (i.e. R_{tan}/R_{rad}) est négativement corrélée au retrait radial (R_{rad}) et positivement au retrait tangentiel (R_{tan}). Néanmoins, sans considération du sens de la relation, les corrélations effectuées dans ce chapitre montrent que, quel que soit le type de bois considéré, R_{rad} est plus fortement corrélé à l'anisotropie que R_{tan} (i.e. valeur absolue du coefficient de corrélation plus forte). Cette différence s'explique facilement par le fait que la valeur de R_{rad} évolue plus fortement le long du rayon que R_{tan} . R_{rad} est négativement corrélé à la position radiale quel que soit le type de bois. La relation positive entre R_{tan} et la position radiale, est considérée comme le résultat de l'effet de deux arbres (Cim01, Cim11), chez lesquels R_{tan} augmente de la moelle vers l'extérieur dans le duramen. Néanmoins, cette relation peut également être attribuée à la relation positive existant entre la densité et le retrait (Stamm, 1935; 1952), qui n'est cependant pas vérifiée pour R_{rad} .

La diminution de R_{rad} peut cependant s'expliquer par des variations de caractères anatomiques, et plus précisément par la disposition et les proportions des différents tissus qui composent le bois.

Lorsque l'on compare la disposition des tissus en coupe transversale le long du rayon d'un même arbre, on observe un changement dans la disposition des bandes tangentielles de parenchyme (Figure 36). A mesure que l'on s'éloigne de la moelle, les bandes de parenchyme sont de plus en plus sinueuses et de moins en moins parallèles entre elles, résultant dans la perte graduelle de l'organisation régulière alternant bandes de fibres et bandes de parenchyme. Qui plus est, la quantité de parenchyme pour une surface donnée paraît plus importante en périphérie de la section. Une organisation plus diffuse du tissu parenchymateux pourrait être à l'origine de phénomènes de compensation du retrait dans le plan radial, engendrant une anisotropie plus forte en périphérie de la section de bois étant donné la faible variation du retrait tangentiel.

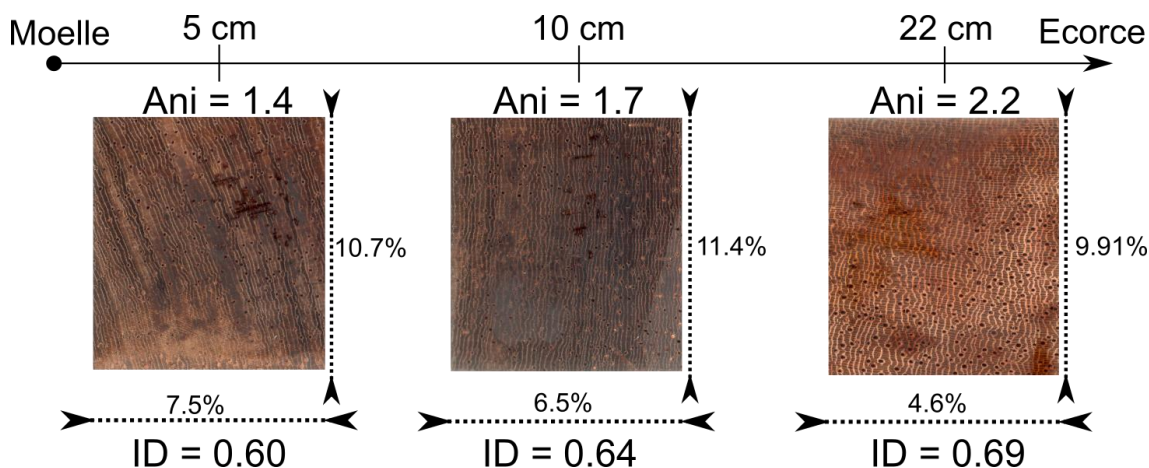


Figure 36 : Surface transversale de 3 éprouvettes de retrait.

Les sections mesure 2X2cm. La position radiale et l'orientation par rapport à la moelle ainsi que les valeurs d'ID, d'anisotropie et des deux retraits transverses sont mentionnés.

c. Cinétique du retrait : implications sur l'usage

L'étude du retrait au cours du séchage révèle une cinétique bien différente en fonction de la dimension considérée. Alors que R_{tan} présente la même cinétique dans l'aubier comme dans le duramen, R_{rad} présente une cinétique plus rapide dans le duramen que dans l'aubier. Le retrait tangentiel est donc catalysé par les effets des extractibles. Une différence essentielle réside également dans la différence de la forme de la relation entre l'humidité du bois et le retrait dimensionnel. R_{tan} est curviligne et suggère qu'une majeure partie du retrait s'opère pour des taux d'humidité du bois relativement élevés, alors que R_{rad} est linéaire suggérant un retrait proportionnel à l'humidité du bois quels que soit le moment de l'expérimentation.

Ces différences de cinétique entre R_{rad} et R_{tan} résultent dans une cinétique de retrait surfacique (R_{RT}) curvilinéaire dans l'aubier comme dans le duramen, cependant plus rapide dans le duramen (Figure 26).

La non-linéarité du retrait montre également que l'on aura tendance à surestimer le PSF (i.e. le taux d'humidité au-dessus duquel les dimensions du bois ne varient plus) s'il est estimé par des méthodes linéaires simples et sur la base du retrait radial ou du retrait surfacique. Néanmoins cette considération ne peut être appliquée à toutes les essences (par exemple, la cinétique du retrait chez la Bagasse est linéaire, quelle que soit la dimension considérée).

La comparaison du retrait (surfacique ou volumique) mesuré au cours de ce travail avec les données de la base de données du Cirad révèle une différence notable de 5% (18% dans ce travail contre 13% dans la base de données). La différence de méthode utilisée est sans doute à l'origine de cette différence. Au cours des essais du Cirad, le bois était d'abord stabilisé au cours d'un premier séchage non suivi (du bois vert au bois « sec » stabilisé). Après séchage, il était ensuite trempé jusqu'à obtention des dimensions maximales par gonflement (Figure 37). A partir de cet état saturé, le bois était stabilisé à 12%, puis amené vers un état anhydre. Ces essais de retrait étaient donc réalisés sur des échantillons réhydratés. Au cours de ce travail, en revanche, nous avons réalisé les essais de retrait sur des échantillons frais.

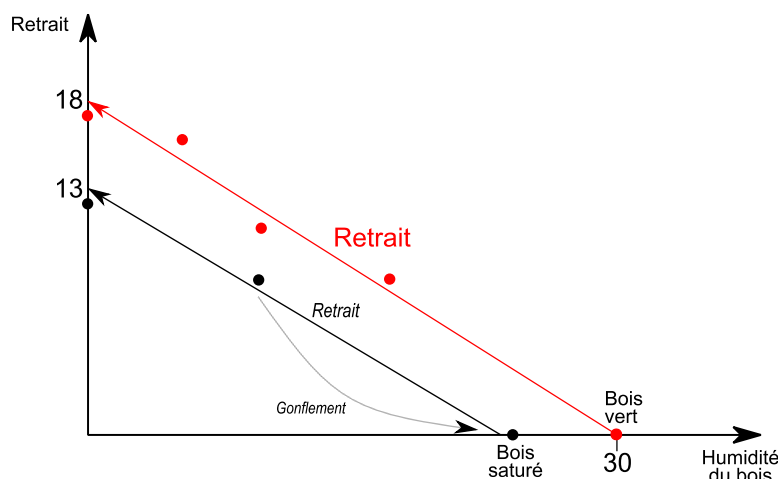


Figure 37 : Hystérèse du retrait au séchage.

Le retrait au premier séchage (rouge) serait la cause d'un retour à l'humidité au PSF plus faible après gonflement (noir).

La différence réside potentiellement dans l'existence d'une hystérèse suggérant que la première stabilisation après séchage a un effet irréversible sur la structure du bois, empêchant le bois de revenir dans un état d'humidité au PSF et de dimension similaire à celui du bois vert résultant dans une sous-estimation du retrait (Figure 37).

Dans l'industrie guyanaise du bois, celui-ci est récolté, puis scié encore « vert ». Les constructions sont montées alors que le bois n'est pas encore stabilisé. Cette manière de procéder est similaire à la méthode utilisée au cours de nos essais. Il en résultera donc un plus fort retrait du bois sur la structure, et les conséquences en terme de déformation des pièces et des structures peuvent être préjudiciables ; toutefois, ces conséquences mécaniques restent limitées étant donnée l'anisotropie relativement faible de l'Angélique (Fournier *et al.*, 2003).

d. Durabilité naturelle

Un des objectifs de ce volet était la mise en relation de la variabilité de la durabilité naturelle du duramen avec le stade de développement et les variations structurelles de la plante. Malheureusement, les résultats n'ont pas permis d'établir de telles relations. Les raisons potentielles sont diverses. Premièrement, il est possible que la variabilité de la durabilité naturelle du duramen trouve son origine dans des différences d'ordre génétique plutôt qu'ontogénique ou structurel. Les arbres échantillonnés, provenant de la même zone, appartiennent au même agrégat et peuvent être considérés comme potentiellement génétiquement semblables ; ils présenteraient alors une valeur de trait semblable. Cette hypothèse semble plausible au regard de la faible dispersion des graines, et de la tolérance à l'autofécondation chez cette espèce (Latouche-Hallé, 2004).

On constate chez les plus gros arbres que le duramen proche de la moelle présente une durabilité plus faible que le duramen plus extérieur, suggérant un vieillissement des extraits entraînant une diminution de la protection dans les parties anciennes du tronc. De ce point de vue, la durabilité du duramen mise en place au début de la vie de la plante ne peut être évaluée. On ne peut également pas écarter l'hypothèse d'une distribution variable des quantités d'extractible en fonction de la position radiale, résultant dans les profils observés.

Un résultat intéressant émerge au travers de la relation positive entre la durabilité de l'aubier et la taille de l'arbre. Chez les plus gros arbres, la durabilité plus forte de l'aubier peut être

attribuée à de plus faibles quantités d'amidon qui laissent présager d'une appétance plus faible de l'aubier des gros arbres dans le cadre d'un essai « champignon ».

On peut facilement faire un lien avec les résultats du premier chapitre qui suggèrent une diminution de la quantité de réserves dans l'aubier du tronc au profit d'une allocation préférentielle dans la couronne. Une meilleure durabilité naturelle peut néanmoins être aussi attribuée à l'effet de composés chimiques de défense, soit déjà présents dans l'aubier mais dont l'effet était masqué par la présence d'amidon, soit par une production plus importante à mesure que la plante vieillit.

V. Conclusion

La présence du gradient radial d'ID, observé chez des essences pionnières, s'observe également chez l'Angélique, une essence hémi-tolérante et confirme les observations faites chez des essences de forêt tropicale humide Thaïlandaise (Nock *et al.*, 2009). Cependant, une diversité de patron de variation s'observe dans la même espèce. Cette diversité est attribuée à la plasticité de l'espèce en réponse à son statut d'hémi-tolérante. La diversité de patron résulte probablement de différences de conditions de croissance, mais cela reste à approfondir. De ce fait, il est nécessaire de travailler à l'échelle individuelle, puisque la réponse individuelle à l'environnement conditionnera les variations des propriétés du bois.

Peu de relations ont été mises en évidence entre la structure de l'arbre et les propriétés du bois. Néanmoins, l'étude du retrait dimensionnel a montré la complexité des interactions entre la chimie, la structure du bois et la taille de l'arbre. Elle a également permis de proposer l'hypothèse d'une nature hydrophile des métabolites de l'Angélique. Ces métabolites semblent s'accumuler dans l'aubier profond des grands arbres lui conférant son aspect coloré et une meilleure durabilité naturelle.

Par ailleurs, la considération de l'ontogénie dans l'estimation de la durabilité a permis d'envisager (ou de confirmer) que la quantité de réserves de sucres dans l'aubier change au cours du développement, et se déplace vers la couronne au détriment du tronc. Il faudrait donc faire des essais de durabilité (ou des estimations par la méthode du Nirs) permettant la comparaison de l'aubier de la couronne et du tronc du même arbre et cela sur des arbres ayant des stades de développement différents.

Chapitre III : La variabilité inter et intra-spécifique du profil ligneux : le cas des Légumineuses de Guyane

Ce chapitre a fait l'objet de :

- Encadrement d'un stagiaire :

Stéphanie Va. 2014 **Lien entre profil radial et vertical de densité et tempérament écologique vis-à-vis de la lumière chez quelques légumineuses de Guyane Française.** *Mémoire de troisième année de Licence. Université Antilles-Guyane, 36p.*

- Présentation orale en conférence internationale :

R. Lehnebach, H. Morel, N. Amusant, S. Griffon, J-F. Barczy., J. Beauchêne, & E. Nicolini. **Wood specific gravity variations within tree trunk: the case study of Legumes representatives in French Guiana.** *Wood sciences underpinning tropical ecology and management. International closing symposium of the XYLAREDD project., May 2015, Tervuren, Belgium.* Disponible sur <https://hal-sde.archives-ouvertes.fr/hal-01188894>

Un article au sujet de cette conference est en cours de preparation et sera soumis dans American Journal of Botany, Annals of Botany ou Fonctionnal Ecology.

- Collaboration et préparation d'un article dans revue à comité de lecture :

H. Morel, R. Lehnebach, J. Ruelle, J. Beauchêne, E. Nicolini 2015. **Longitudinal/radial variation in wood specific gravity during the development of *Parkia velutina* Benoist., an emergent tree of Neotropical rainforests.** Sera prochainement soumis dans Annals of Forest Sciences.

I. Introduction

Les deux premiers chapitres de cette thèse ont appréhendé les variations de propriétés du bois à l'échelle intra-spécifique. Ce chapitre aborde maintenant l'intégration des traits du bois et de leur variabilité à l'échelle inter-spécifique. La densité du bois étant un trait intégrateur d'autres propriétés (Chave *et al.*, 2009 ; Lachenbruch & McCulloh, 2014), ainsi que la variable clé dans l'estimation de biomasse (Chave *et al.*, 2005). Son étude sera le point central de ce chapitre.

L'étude de la variation radiale d'ID n'en est pas à ses premiers essais. Dès la fin des années 1980, les travaux fondateurs de Wiemann & Williamson ont souligné l'importance de la variation d'ID le long du rayon et leurs implications dans la construction de la plante (Wiemann & Williamson, 1988; Wiemann & Williamson, 1989b; Wiemann & Williamson, 1989a). Néanmoins, ces travaux se sont cantonnés à l'étude d'essences à ID faible et présentant des gradients radiaux d'ID très marquées chez des essences pionnières exemptes de duramen coloré (e.g. *Hampea appendiculata*, *Heliocarpus appendiculatus*, *Ochroma pyramidale* dans (Wiemann & Williamson, 1988). Les études comparatives des variations radiales d'ID en lien avec la zone climatique de l'espèce révélèrent que les plus fortes variations d'ID le long du rayon sont enregistrées chez les essences de forêt tropicales humides, suivies par celles de forêts tropicales sèches et de montagne, et qu'elles sont quasi absentes chez les essences de forêt tempérées (Wiemann & Williamson, 1989b; Wiemann & Williamson, 1989a). Il convient cependant de noter que ces études portèrent sur des essences à ID faible à moyenne (de 0.1 à 0.7).

Lors d'une étude sur 35 essences brésiliennes, Parolin (2002) montra que l'augmentation d'ID sur le rayon, certes plus faible que chez les pionniers, existe également chez les essences non-pionnières. Certaines essences présentaient également une diminution d'ID sur le rayon ou une quasi-constance. Cet auteur envisagea même l'effet potentiel des extractibles issus de la duraminisation sur l'allure du profil radial d'ID.

Au même moment, au cours d'une méta-analyse, Woodcock & Shier (2002) envisagèrent une classification des tempéraments écologiques vis-à-vis de la lumière en fonction de la variation radiale d'ID : les pionniers présentent un gradient positif, alors que les sciaphiles présentent un gradient négatif. Une hypothèse intéressante émergeant de cette étude fut que malgré le type de gradient considéré, la valeur d'ID atteinte dans les couches périphériques de la section de bois tend vers 0.55. Néanmoins, cette étude ne prit pas en compte la forme du profil de variation d'ID et les potentiels effets de la duraminisation.

L'étude la variation d'ID est remise au goût du jour, puisque l'ID est une valeur clé dans l'estimation de biomasse (Chave *et al.*, 2006; Chave *et al.*, 2014). C'est au cours d'une étude sur 6 espèces Thaïlandaises, que Nock *et al.* (2009) nuancèrent la classification de Woodcock & Shier (2002) après l'observation d'une augmentation d'ID importante le long du rayon chez des essences de milieu et de fin de succession. Hietz *et al.* (2013) observent beaucoup plus de cas d'augmentation que de diminution de l'ID le long du rayon. Ils remarquèrent également que le bois central est soumis à plus de variation entre espèces que le bois périphérique. L'ID du bois central était également le meilleur indicateur du statut écologique de l'espèce.

Cependant, les études les plus récentes, faisant appel à des méthodes d'analyses plus performantes, ne prennent toujours pas en compte l'effet du duramen sur les variations

radiales d'ID (Nock *et al.*, 2009 ; Hietz *et al.*, 2013 ; Osazuwa-Peters *et al.*, 2014). Il est donc suggéré d'analyser finement la variation radiale d'ID tout en prenant en compte la proportion d'extraits présents dans le duramen (Hietz *et al.*, 2013).

La variation verticale d'ID est également très peu connue. Rueda & Williamson (1992) ont observé une augmentation d'ID avec la hauteur dans le tronc chez *Ochroma pyramidale*.

Les observations faites sur l'Angélique au cours du second chapitre suggèrent le patron inverse. La différence de statut écologique de ces deux espèces (i.e. pionnier et hémi-tolérant respectivement) suggère un lien potentiel entre variation verticale et statut successional.

D'autres traits comme la durabilité du bois et la rigidité peuvent également être contributeurs de la stratégie de l'espèce.

De manière générale, les essences de début de succession n'investissent pas dans la protection de leurs bois de cœur contrairement à celle de fin de succession. Néanmoins, la dichotomie entre la présence et l'absence de protection du bois permet seulement de séparer les essences héliophiles de toutes les autres stratégies. En effet, le duramen coloré s'observe depuis les essences hémi-tolérantes (e.g. Angélique) jusqu'aux tolérantes-sciaphiles et ne permet donc pas la discrimination de ces différents statuts successionnels. Néanmoins, il semble exister différentes stratégies de duraminisation chez les essences durables, différenciées par la quantité ou la qualité des extractibles mis en jeu (Amusant *et al.*, 2014). Ces différences pourraient permettre la discrimination des essences non-pionnières ou héliophiles strictes.

D'un point de vue mécanique, il est suggéré que le bois le plus proche de la moelle présente des propriétés mécaniques permettant la résistance à la cassure par plus de souplesse (i.e. module d'élasticité plus faible), alors que le bois périphérique est plus rigide afin de supporter les contraintes imposées par la masse de l'arbre (Lachenbruch *et al.*, 2011). A l'échelle intraspécifique, Cordero (1999) a montré que la tige des individus de *Cecropia schreberiana* grandissant dans des milieux exposés aux vents est plus souple que ceux exposés à des vents plus faibles. De la même manière, *Carapa procera* présente un module d'élasticité spécifique plus faible à cœur lorsqu'il pousse en plantation (i.e. exposition plus forte aux vents) qu'en forêt naturelle (McLean *et al.*, 2011). Ces résultats démontrent la capacité du cambium à produire un bois mécaniquement adapté aux conditions de croissance. A l'échelle interspécifique, les pionniers juvéniles présentent plus de souplesse que les tolérants juvéniles (Van Gelder *et al.*, 2006). La caractérisation des propriétés mécaniques des tiges permettrait également de discriminer le statut écologique des espèces.

Les objectifs de ce chapitre sont les suivants :

- La détermination des profils individuels de variation radiale et verticale d'ID, intégrant les effets liés au duramen, et l'identification des combinaisons de ces deux types de variations indicatrices du tempérament écologique de l'espèce.
- L'intégration (1) des variations d'ID, (2) des traits mécaniques et (3) de la durabilité naturelle du bois dans une perspective de caractérisation des stratégies écologiques des différentes espèces.

II. Matériels et Méthodes

1. Sélection des arbres et abattage

La prospection et l'abattage des arbres échantillonnés ont eu lieu dans les zones hors parcelles d'étude de la station de Paracou. Afin de maximiser la diversité spécifique de l'échantillonnage et le nombre de répétitions tout en minimisant le temps de manipulation et la main d'oeuvre, nous nous sommes concentrés sur l'étude d'arbres de DBH compris entre 10 et 15 cm.

2. Description des arbres

Avant l'abattage, le diagnostic de l'arbre a été établie (cf. Chapitre 1) et le DBH mesuré. Une fois l'arbre abattu, la hauteur totale et la hauteur de la première branche vivante et/ou la hauteur de la première fourche, ainsi que la largeur de la couronne ont été mesurées au mètre ruban.

3. Sélection des rondelles et d'un billon de bois

Pour chaque arbre, nous avons sélectionné 4 à 5 rondelles de bois. La première à 50 cm au-dessus du sol, la seconde à 4m, la troisième sous la fourche ou sous la première branche vivante si la fourche n'était pas encore développée, une quatrième à mi-hauteur de couronne et une dernière 2-3m avant la hauteur maximale de l'arbre. Nous avons également sélectionné une bille de bois d'environ 1 m de longueur juste au-dessus de la rondelle prélevée à 50cm.

4. Découpe des éprouvettes

a. Infradensité : découpe et mesures

Les 5 rondelles ont été dédiées à la mesure des variations radiales d'infradensité (ID). Le protocole de découpe et de mesure est en tout point identique à celui décrit précédemment (voir Chapitre II) : (1) photographie des rondelles de bois, (2) découpe d'un barreau de bois diamétral, (3) débit tangentiel des éprouvettes depuis la moelle vers l'écorce par fendage tout les 5 mm, (4) mesure de la masse verte et du volume et (5) mesure de la masse stabilisée après 48H à l'étuve à 103°C.

b. Module d'élasticité et amortissement

La découpe des éprouvettes de mesures des propriétés mécaniques a été réalisée en 3 temps (Figure 38).

(1) La bille prélevée a été écorcée sur deux faces opposées, puis rabotée de manière à obtenir un plateau radial de 5cm d'épaisseur. Une planchette d'environ 20-30 cm de longueur présentant le moins de défauts possible (nœuds, fissures, etc ...) a été sélectionnée pour les mesures mécaniques. Le reste de la planche a été dédié aux mesures de durabilité naturelle.

(2) La planchette sélectionnée a ensuite été rabotée à 12 mm d'épaisseur en prenant garde que la moelle reste bien positionnée au centre du plan transversal de la planchette. Un ruban de papier gradué et numéroté au millimètre a été collé sur la face longitudinale et orienté perpendiculairement à l'axe longitudinal de la planchette. La position de la moelle aux deux extrémités de la planchette a été reportée sur la face longitudinale et un trait au stylo bille entre ces deux repères a été tracé, croisant le ruban de papier gradué. La graduation croisée par le trait a été relevée et considérée comme la position radiale de référence (i.e. la moelle).

(3) La planchette a ensuite été débitée en éprouvettes de 2 mm d'épaisseur dans le plan longitudinal tangentiel, d'une extrémité à l'autre de la planchette à l'aide d'une scie de table équipée d'une lame de 250 mm de diamètre, de 3.2 mm d'épaisseur et 80 dents. Les éprouvettes ont ensuite été redécoupées dans le plan transversal à 15 cm de longueur. L'éprouvette obtenue mesure 150 mm de long, 12 mm de largeur et 2 mm d'épaisseur.

c. Durabilité naturelle

Le restant du plateau radial de 5cm d'épaisseur a été débité en planchettes tangentielles de 5 mm d'épaisseur (Figure 38). Ces planchettes ont ensuite été débitées en éprouvettes d'essais de durabilité naturelle mesurant 10cm de longueur, 10 mm de largeur et 5 mm d'épaisseur. Afin de prendre en compte l'effet de position de l'éprouvette (spécialement pour les bois blancs), seules des éprouvettes issues de planchettes à cœur et proche de l'écorce ont été sélectionnés. Pour les essences à duramen coloré, des éprouvettes de duramen et d'aubier ont été sélectionnées en prenant garde, autant que possible, que les deux types de tissus ne soient pas présents dans la même éprouvette.

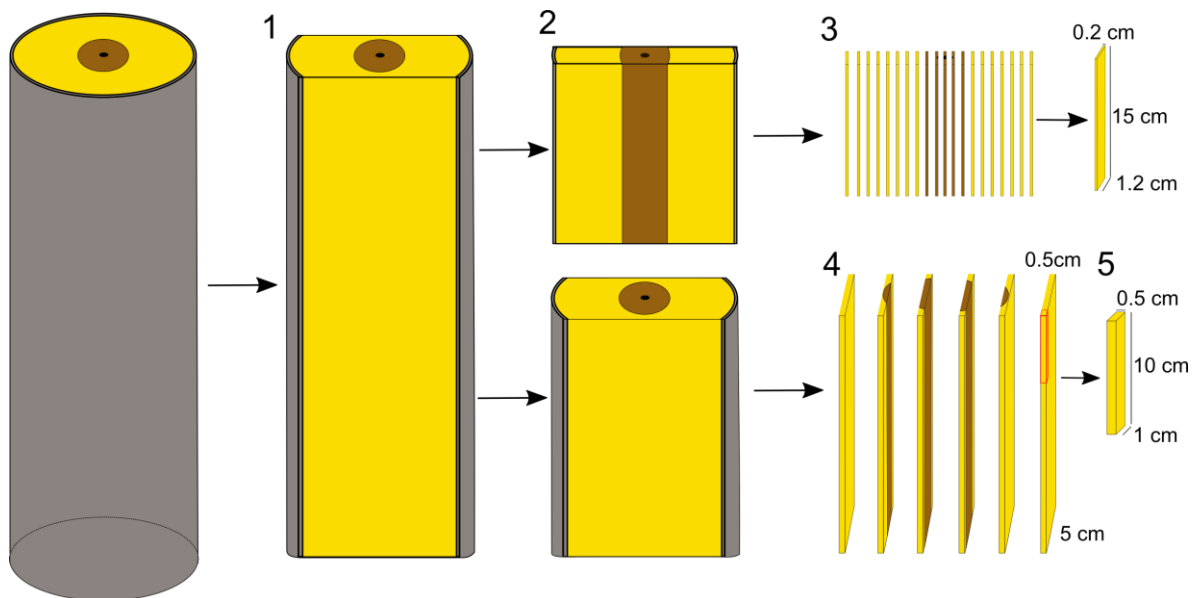


Figure 38 : Débit des éprouvettes d'essais mécaniques et de durabilité naturelle.

La bille de bois est rabotée à 5cm d'épaisseur (1), une planche radiale est sélectionnée et rabotée à 1.2cm d'épaisseur (2) puis débités en lamelles tangentielles de 15cm de longueur et 0.2cm d'épaisseur (3) pour les essais mécaniques. Le restant de la bille est débité en planche tangentielles de 0.5cm d'épaisseur (4) qui par la suite sont débitées en éprouvette de 10 cm de longueur et d'1cm de largeur (5).

5. Mesures

d. Module d'élasticité spécifique (E/ρ) et amortissement ($\tan\delta$)

Principe de la mesure

Les propriétés mécaniques (i.e. module d'élasticité spécifique et amortissement) du bois le long du rayon chez les différentes essences échantillonnées ont été caractérisées par une méthode de vibration forcée sans contact basée sur l'observation des amplitudes vibratoires de l'éprouvette suivant un balayage fréquentiel imposé. Cette méthode, initialement développée par le Pr. Minato, a été optimisée lors des travaux de thèse d'Iris Brémaud

(Brémaud, 2006). L'avantage de la méthode réside dans sa grande répétabilité, mais aussi sur la petite taille des échantillons testés, permettant une caractérisation très localisée des propriétés mécaniques du bois.

Dispositif

La mesure est obtenue très rapidement grâce à un programme permettant l'interface d'une carte d'émission et d'acquisition (National Instrument, Conversion A/D : 16 bits). La vibration forcée de l'éprouvette est assurée par un électroaimant (Figure 39). L'éprouvette est suspendue par deux fils entre lesquels un capteur de position laser mesure la distance à l'éprouvette. Lorsque l'éprouvette est en vibration, les différences de distance enregistrées par le capteur permettent la mesure de l'amplitude de vibration.

Préparation des éprouvettes

Suivant la découpe (Figure 38), les éprouvettes ont été stockées dans la pièce (25°C, 60-65% HR) où se sont déroulée les essais jusqu'à stabilisation de la masse. Avant l'essai, chaque éprouvette a été équipée d'un clinquant métallique à son extrémité permettant de générer une vibration grâce à l'électroaimant. Afin d'éviter les biais liés à l'état de surface de l'éprouvette, une pastille blanche adhésive a été positionnée sur le point de mesure (en position médiane de l'éprouvette).

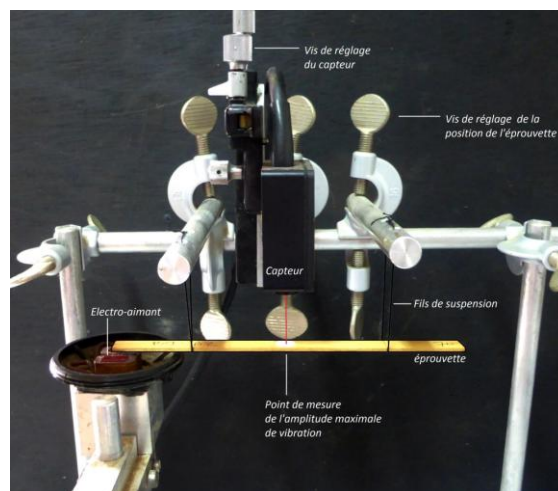


Figure 39 : Le dispositif Vibris.

L'électroaimant est activé par une alimentation externe et permet la mise en vibration de l'éprouvette suspendue par deux fils à un portoir métallique. Le capteur de position laser est orienté verticalement (trait rouge) en direction de l'éprouvette.

Séquence de la mesure

La mesure consiste en un premier balayage fréquentiel sur une large gamme : 150 à 750Hz

Un second balayage plus fin permet de mesurer la largeur de bande à mi-puissance (-3dB) et le facteur de qualité afin de vérifier la fréquence de résonance enregistrée.

Enfin, l'éprouvette est à nouveau excitée à la fréquence de résonance détectée précédemment, puis après quelques secondes de stabilisation, l'excitation est stoppée. L'acquisition de la décroissance en amplitude est enregistrée. Après élimination des zones de bruits, une courbe exponentielle est automatiquement ajustée aux points expérimentaux permettant le calcul du décrément logarithmique ($\tan\delta$) (présenté en Annexe 9).

e. Durabilité naturelle

Préparation de la terre

Les essais de durabilité ont été effectués avec de la terre forestière provenant du site d'étude de Pointe Combi (Cirad). La terre a tout d'abord été tamisée à l'aide d'un grillage métallique (maille 2x2cm) afin d'enlever les plus gros éléments issus de la litière ainsi que les agrégats argileux, puis divisée en 9 lots de 20kg disposés dans des sacs en plastiques doublés (Figure 40).



Figure 40 : Préparation de la terre des essais de durabilité.

Mesure de la capacité au champ

Les essais de durabilité naturelle se déroulent dans une terre présentant une humidité correspondant à 95% de la capacité au champ (i.e. capacité de rétention maximale en eau du sol). La capacité au champ a été mesurée suivant l'annexe B de la norme expérimentale XP ENV 807 (AFNOR, 2001) et a permis de déterminer le volume d'eau à ajouter (i.e. 2.6 l) à chaque lot de terre pour atteindre 95% de la capacité au champ. Cette humidité élevée a été maintenue durant toute la durée de l'essai.

Effectifs testés

Afin de d'optimiser l'expérimentation, il a été décidé de ne tester qu'un individu par espèce. Cependant deux type de bois ont été testés (i.e. duramen et aubier pour les essences à duramen coloré et bois situé en périphérie et à cœur pour les essences à bois blanc). Les espèces *Zygia tetragona* et *Voucapoua americana* ont été récoltées après le lancement de l'expérimentation et, de ce fait, n'ont pas été incluses dans la mesure de durabilité naturelle. Néanmoins, la durabilité naturelle de l'aubier et du duramen de *Voucapoua* a déjà été étudiée (Amusant *et al.*, 2014). Les données de *Voucapoua*, issues de cette étude précédente ont été incluses

Design expérimental et positionnement des éprouvettes dans les bacs

La durée de l'expérimentation est de 6 mois. Tous les mois, 3 éprouvettes (i.e. 3 réplifications) par espèce et par type de bois ont été récoltées (6 éprouvettes). Afin d'éviter de potentiels effets liés au bac de mesure, les 3 réplifications par type de bois d'une même date ont été placées dans des bacs différents. La taille des bacs de mesures a permis de placer 2

réplications par bac appartenant à deux dates différentes de récolte, en prenant soin de séparer les deux réplications. Ainsi le bac numéro 1 (Figure 41) a permis de tester la durabilité de la première réplification de la date 1 et la première réplification de la date 4, le bac numéro 2 a permis de tester la durabilité de la seconde réplification de la date 1 et la seconde réplification de la date 4, etc ...

Dans chaque bac, 8 éprouvettes de Yayamadou (*Virola surinamensis*, Myristicaceae), utilisés comme témoins, ont été disposées. Chaque réplification a été accompagnée de la mesure de 4 éprouvettes témoins.

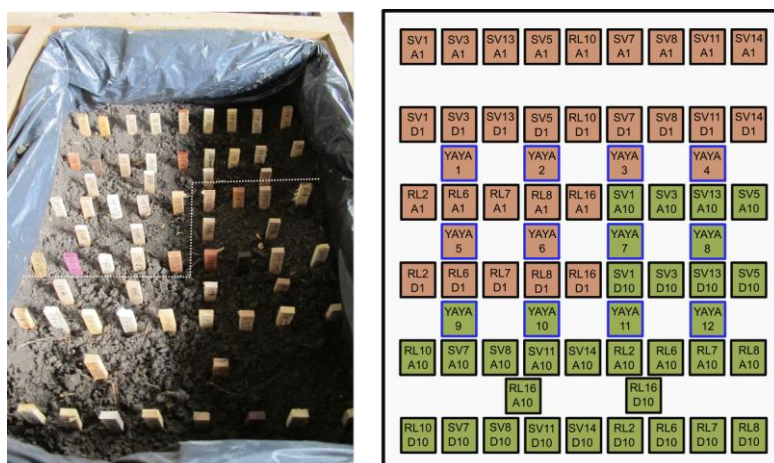


Figure 41 : Disposition des éprouvettes dans le bac.

Les éprouvettes sont enfoncées verticalement dans la terre. L'extrémité de l'éprouvette (2 cm) sur laquelle figure sa référence est laissée hors-terre (à gauche). Les éprouvettes d'aubier et de duramen de la même réplification par espèces sont disposées face à face (à droite). Les couleurs représentent une date de mesure. Les éprouvettes de Yayamadou (YA, témoins) sont disposées entre les rangées des éprouvettes testées.

Conditions de température, d'humidité et de lumière des essais

Les bacs de terres ont été disposés dans une salle fermée non climatisée avec une température moyenne de 28°C. Pour activer la prolifération des champignons xylophages, des planches de contreplaqué recouvrent les bacs de terre afin de créer un milieu sombre et assurer le maintien d'une humidité relative de 95%. A l'issue de chaque récolte, 500 ml d'eau sont rajoutés dans chaque bac afin de conserver le taux d'humidité désiré.

6. Effet des extractibles sur l'Infradensité

a. Calcul de l'infradensité corrigée (IDc)

Afin de prendre en compte les effets de l'imprégnation des métabolites secondaires dans les parois cellulaires du bois lors de la formation du bois de cœur sur l'ID (e.g. la masse rajoutée par unité de volume), l'infradensité corrigée (IDc) des éprouvettes duramnisées a été calculée sur la base des teneurs en extractibles disponibles (Base de données chimie du Cirad, CTFT (1990); Amusant *et al.* (2014)). La valeur utilisée correspond à la moyenne de l'espèce et du type de bois lorsque plusieurs répétitions sont disponibles. Les valeurs de teneurs en extraits et leurs provenances sont listées dans la Table 11.

Table 11 : Taux d'extraits utilisés pour le calcul de l'infradensité corrigée (IDc). Les rendements en extraction (% de la masse anhydre) sont fournis en fonction du type de bois et du type de mélange d'extraction (AB, alcool-benzène et E, eau). Lorsque la valeur est une moyenne le coefficient de variation (CV%) est mentionné.

Taxon	Aubier		Duramen		Aubier	Duramen	Référence
	AB (CV%)	E (CV%)	AB (CV%)	E (CV%)			
<i>Abarema jupumba</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bocopa prouacensis</i>	2,1 (34,3)	2,1 (10)	6 (22,8)	1,4 (16,2)	4,20	7,36	Amusant <i>et al.</i> (2014)
<i>Dicorynia guianensis</i>	-	-	-	-	4,00	6,70	BD Cirad
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	-	-	5	2,9	-	7,90	CTFT (1990)
<i>Eperua falcata</i>	-	-	13,6 (44,3)	3,3 (53)	-	16,92	BD Cirad
<i>Eperua grandiflora</i>	-	-	13,6 (44,3)	3,3 (53)	-	16,90	BD Cirad
<i>Inga stipularis</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Parkia nitida</i>	-	-	3,8	2	-	5,80	CTFT (1990)
<i>Parkia pendula</i>	-	-	5,5	3,3	-	8,77	CTFT (1990)
<i>Parkia velutina</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Peltogyne venosa</i>	-	-	9,4 (19,2)	4,2 (51,5)	-	13,53	CTFT (1990)
<i>Recordoxylon speciosum</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Swartzia panacoco</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tachigali guianensis</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Voucapoua americana</i>	11,2 (19,7)	6,3 (8,1)	22,9 (11,5)	1,1 (25,2)	17,50	24,01	Amusant <i>et al.</i> (2014)
<i>Zygia tetragona</i>	-	-	-	-	2,60	4,03	Extraction

b. Extraction chimique chez *Zygia tetragona*

Les données sur la chimie de bois de *Zygia tetragona* étant absente des bases de données et de la littérature, nous avons procédé à des extractions chimiques du bois des individus récoltés (RL18 et RL21).

Le bois provenant de l'aubier et du duramen a été broyé (broyeur à couteaux Restch SM 100) afin d'obtenir de la poudre ($\leq 500 \mu\text{m}$). La masse des poudres a été stabilisée dans une salle à 25°C et 65% d'humidité relative.

La masse anhydre théorique de la poudre d'essai (M_0') a été déterminée en mesurant la masse anhydre (M_0) de 500mg (M_s) de poudre après passage à l'étuve à 103°C pendant 24h. M_0 a permis de calculer l'humidité (HE) de la poudre.

$$\text{HE} = (M_s - M_0) * 100 / M_0$$

$$M_0' = (M_0 * \text{HE}) / (\text{HE} + 100)$$

Une masse M_1 de poudre (1g) a été mélangée à 25 ml d'une solution méthanol/eau (80/20%). Le mélange a été agité durant 72 heures à la température du laboratoire. La solution a ensuite été filtrée sur un papier filtre puis concentrée au Rotavapor. La masse de l'extrait sec (M_2) a permis de déterminer le rendement d'extraction (RdtE). Pour chaque zone étudiée, l'extraction a été répliquée 3 fois.

$$\text{RdtE} = M_2 * 100 / M_0'$$

c. Récolte de jeunes individus chez 3 espèces

Nous avons également comparé les valeurs d'IDc calculées à des valeurs d'ID du bois non duraminisé mesurées proche de la moelle. Pour cela, de jeunes individus, peu ou pas

duraminisés ont été récoltés. L'étude a été conduite chez *Bocoa prouacensis*, *Zygia tetragona* et *Eperua grandiflora*. La Table 12 liste les caractéristiques des individus récoltés.

Table 12 : Caractéristiques des jeunes individus récoltés de *Bocoa prouacensis*, *Zygia tetragona* et *Eperua grandiflora*.

H, hauteur (m) ; CP, position de la couronne ; μ ID Aubier (CV%), μ ID Duramen (CV%) et μ ID (CV%), moyenne de l'ID du duramen, de l'aubier et de toutes les éprouvettes confondue ainsi que le coefficient de variation (CV%)

Ind	Taxon	DBH	H	CP	μ ID Aubier (CV%)	μ ID Duramen (CV%)	μ ID (CV%)
EN1	<i>Bocoa prouacensis</i>	7,7	13	CP1	0.965 (2.43)	-	0.97 (2.7)
EN2	<i>Bocoa prouacensis</i>	6,4	11	CP1	0.939 (3.19)	-	0.942 (3.01)
EN3	<i>Bocoa prouacensis</i>	4,1	4	CP1	0.921 (3.43)	-	0.921 (3.18)
EN4	<i>Eperua grandiflora</i>	6,1	10	CP1	0.641 (3.72)	0.759 (-)	0.66 (6.88)
EN5	<i>Eperua grandiflora</i>	6,3	9	CP1	0.76 (7.38)	0.885 (1.44)	0.788 (8.58)
EN6	<i>Eperua grandiflora</i>	4,5	8	CP1	0.685 (7.39)	-	0.678 (7.78)
EN7	<i>Eperua grandiflora</i>	6,3	9	CP1	0.634 (4.81)	0.83 (0.09)	0.683 (13.52)
EN8	<i>Zygia tetragona</i>	3.5	6	CP1	0.935 (2.51)	-	0.936 (2.33)
EN9	<i>Zygia tetragona</i>	3.7	8	CP1	0.94 (1.89)	-	0.958 (5.42)
EN10	<i>Zygia tetragona</i>	5	11	CP1	0.929 (6.39)	1.059 (-)	0.963 (7.74)
EN11	<i>Zygia tetragona</i>	5.5	8	CP1	0.95 (2.68)	1.051 (0.22)	0.987 (5.26)
EN12	<i>Zygia tetragona</i>	2.3	4	CP1	0.923 (3.68)	0.994 (-)	0.937 (4.39)
EN13	<i>Zygia tetragona</i>	5.5	8	CP2	0.964 (2.68)	1.056 (1.12)	0.998 (4.62)
EN14	<i>Zygia tetragona</i>	2,3	4	CP1	0.929 (0.47)	0.96 (-)	0.94 (1.7)

Table 13 : Liste des individus échantillonnés. Le tableau récapitule les données générales et les valeurs moyennes des propriétés mesurées.

DBH, diamètre à 1m30 ; H, hauteur ; Ht, hauteur du tronc ; H1f, hauteur de la première fourche ; H1b, hauteur de la première branche, Ig. C., largeur du houppier ; ASD, CP, MT, MC, CA, Li, Tr (voir diagnostic architectural Chapitre 1) ; ID, infradensité ; E/p, module d'élasticité spécifique ; E, module d'élasticité ; tanδ, amortissement ; PM A, perte de masse del'aubier à 6 mois ; PM D, perte de massedu duramen à 6 mois ;CV%, coefficient de variation. Les * mentionnent les essences à duramen non coloté pour lesquelles la perte de masse a été mesurée à cœur (PM D) et en périphérie (PM A).

Nom	Espèce	DBH	H	Ht	H1f	H1b	Ig. C.	ASD	CP	MT	MC	CA	Li	Tr	ID (CV%)	H% (CV%)	E/p (CV%)	E (CV%)	tanδ (CV%)	PM A (%) (CV%)	PM D (%) (CV%)
RL7	<i>Abarema jupunba</i>	13,5	18,6	14	14	6,8	4,3	1	4	0	0	1	0	0	0,516 (19,6)	87,6 (35,9)	18,75 (23,18)	12,46 (19,97)	0,0117 (15,33)	29,18 (49,13)	6,56 (49,67)
RL12	<i>Bocoa prouacensis</i>	14	25	14,8	-	14,8	7,1	1	2	0	2	3	0	0	0,968 (7,4)	31,3 (16)	-	-	-		
SV3	<i>Bocoa prouacensis</i>	14,4	21	9	17,3	11	6	1	3	0	0	2	0	0	0,992 (7,1)	30,8 (18,2)	28,33 (17,31)	34,92 (14,78)	0,0065 (66,56)	7,78 (8,36)	1,32 (6,61)
SV9	<i>Bocoa prouacensis</i>	11	10	9	9	9	0,7	1	1	3	0	2	0	0	0,924 (7)	38,0 (17,1)	25,44 (15,01)	30,16 (11,67)	0,0068 (15,29)		
RL14	<i>Dicorynia guianensis</i>	12,3	17,6	-	-	10,7	3,5	1	3	1	0	1	1	0	0,642 (10,3)	67,4 (11,9)	-	-	-		
RL16	<i>Dicorynia guianensis</i>	13	17,5	9,2	-	9,2	5	1	2	0	2	2	0	0	0,609 (12,5)	69,3 (10,7)	17,29 (21,06)	14,35 (21,59)	0,0102 (33,78)	9,30 (6,89)	3,77 (14,42)
RL20	<i>Dicorynia guianensis</i>	13,5	22,8	15	15	10	4	1	3	0	1	1	0	0	0,644 (12,6)	67,8 (16)	21,36 (9,19)	19,01 (12,13)	0,0076 (18,02)		
SV8	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	13	8	3,2	3,2	3,2	5	3	3	0	0	1	2	0	0,622 (11,3)	81,0 (21,6)	19,29 (17,29)	12,09 (15,6)	0,0085 (21,97)	15,86 (19,22)*	12,03 (7,33)*
RL10	<i>Eperua falcata</i>	14,5	20	8,2	-	8,2	6,3	1	1	0	0	1	1	0	0,669 (15,2)	64,8 (13,6)	-	-	-	21,75 (17,73)	3,71 (12,50)
SV12	<i>Eperua falcata</i>	10,5	15,7	6,7	-	6,7	3	2	2	2	0	2	0	0	0,711 (9,7)	51,9 (8)	16,1 (15,72)	13,55 (11,73)	0,0122 (16,74)		
SV6	<i>Eperua falcata</i>	10,5	13,5	8,2	8,2	x	4,15	1	2	1	0	2	0	0	0,712 (10,4)	52,0 (10,9)	18,99 (16,5)	15,07 (10,69)	0,0083 (11,53)		
RL11	<i>Eperua grandiflora</i>	11	14,5	13,7	13,7	7,3	5,5	1	2	0	0	1	0	0	0,796 (6,7)	48,1 (10,5)	-	-	-		
RL13	<i>Eperua grandiflora</i>	13	19	12,7	12,7	12,7	5,4	3	1	0	0	0	1	0	0,676 (6,7)	53,8 (6,3)	25,21 (17,76)	21,47 (13,01)	0,0067 (18,39)		
SV1	<i>Eperua grandiflora</i>	11,5	15	9	13,8	7,15	4,5	1	2	0	0	0	0	0	0,658 (9,5)	60,5 (13,3)	26,69 (15,86)	25,63 (14,73)	0,006 (20,03)	17,50 (24,60)	5,89 (16,70)
SV13	<i>Inga stipularis</i>	11,5	12	6,5	6,5	6,5	4,5	3	3	0	0	0	0	0	0,644 (11,5)	45,3 (11)	28,01 (10,06)	21,26 (21,87)	0,0059 (21,36)	10,77 (19,58)*	10,04 (27,77)*
SV4	<i>Inga stipularis</i>	13,4	12	8,3	8,3	7,1	4,5	3	2	0	1	1	1	1	0,713 (12,8)	45,0 (11,8)	26,43 (9,12)	22,3 (18,91)	0,0063 (19,37)		
RL17	<i>Parkia nitida</i>	15	22	18,3	18,3	7,1	3	1	1	1	0	1	0	0	0,359 (20,1)	94,2 (32,1)	-	-	-		
SV10	<i>Parkia nitida</i>	12,5	10,5	7,4	10	8,6	2	1	3	0	1	1	2	0	0,447 (15,6)	97,8 (24,4)	21,59 (18,4)	5,27 (26,76)	0,0092 (16,2)		
SV5	<i>Parkia nitida</i>	11,5	10,5	8,6	8,6	8,6	3,5	2	2	0	0	2	0	0	0,445 (12,8)	89,2 (26,1)	13,29 (24,42)	5,31 (62,31)	0,0133 (25,28)	32,32 (38,95)*	52,81 (6,38)*
SV7	<i>Pakia pendula</i>	11,5	9,6	1,4	1,5	1,4	3	2	4	0	0	0	0	0	0,328 (36,3)	77,0 (59,9)	9,78 (21,22)	3,38 (31,73)	0,0126 (19,63)	34,17 (47,39)*	49,84 (60,70)*
RL24	<i>Parkia pendula</i>	11,5	11	8	8	5	3	1	3	1	0	0	0	0	0,331 (25,3)	144,1 (32,1)	13,81 (35,49)	6,6 (41,52)	0,0145 (22,59)		
RL25	<i>Parkia pendula</i>	12,6	15	12	12	12	4	3	1	1	0	1	0	0	0,297 (32,8)	157, (47,7)	-	-	-		
RL22	<i>Parkia velutina</i>	10,5	12,7	12,7	-	-	1	1	2	0	0	0	0	0	0,369 (16,7)	107 (36,8)	23,2 (17,37)	10,11 (29,96)	0,0102 (9,48)		
RL26	<i>Parkia velutina</i>	10,5	12												0,315 (26,3)	94,2 (34,6)	-	-	-		
SV11	<i>Parkia velutina</i>	11,2	13,6	7,3		7,3	2	1	3	0	0	0	2	0	0,352 (18,4)	27,5 (23,5)	22,04 (18,01)	8,8 (29,6)	0,0099 (22,34)	40,21 (17,36)*	34,42 (41,10)*
RL19	<i>Peltogyne venosa</i>	14,5	19	14	14	10,6	4,5	2	4	0	1	1	2	0	0,811 (12,3)	51,9 (52,2)	-	-	-		
RL6	<i>Peltogyne venosa</i>	13,6	16,3	8,8	8,8	7,4	8,8	2	3	0	0	0	1	0	0,834 (8,9)	46,4 (14,7)	17,5 (12,67)	18,8 (10,57)	0,01 (21,66)	18,86 (6,70)*	4,99 (9,79)*
RL9	<i>Peltogyne venosa</i>	12	15,3	7,8	7,8	6,5	6	2	2	0	0	1	1	0	0,854 (8,4)	44,7 (13,4)	17,48 (10,37)	19,06 (10,98)	0,0101 (29,09)		
RL1	<i>Recordoxylon speciosum</i>	12	8,9	5,6	5,6	1,4	4,1	2	4	0	0	1	0	0	0,791 (12,4)	55,1 (32,8)	-	-	-		
RL2	<i>Recordoxylon speciosum</i>	11,5	9	4	4	2,8	3,9	2	4	0	1	0	0	0	0,808 (10,2)	51,9 (22,4)	18,75 (7,07)	18,26 (9,61)	0,0069 (12,98)	16,61 (16,20)	4,50 (19,87)
RL5	<i>Recordoxylon speciosum</i>	11,7	12,5	9,4	9,4	6,9	3,2	1	4	0	1	0	0	0	0,758 (11,6)	58,4 (26,1)	22,64 (8,59)	21,96 (12,25)	0,0063 (13,6)		
RL3	<i>Swartzia panacoco</i>	12	15	6	6	6	3	3	5	0	0	1	0	0	0,825 (11,6)	46,1 (26,1)	-	-	-		
RL4	<i>Swartzia panacoco</i>	13,5	16	8,2	8,2	8,2	3,2	3	5	0	0	0	0	0	0,777 (14,7)	52,0 (35,1)	22,27 (12,33)	22,59 (18,63)	0,0097 (24,13)	9,79 (1,83)	13,82 (14,88)
SV14	<i>Swartzia panacoco</i>	12,3	8	5,3	5,3	4,2	4,2	2	5	0	0	0	0	0	0,831 (9,4)	45,1 (20,7)	24,31 (14,42)	25,37 (18,93)	0,0093 (35,42)		
SV15	<i>Swartzia polyphylla</i>	11,2	14,7	10,7	10,7	10,7	1,4	1	2	0	0	0	2	0	0,713 (6,2)	54,2 (10,3)	-	-	-		
RL23	<i>Tachigali guianensis</i>	14,5	16,6	9	9	5	3,6	2	3	0	0	1	1	0	0,496 (16,5)	76,5 (40,8)	26,22 (11,77)	12,85 (15,81)	0,0075 (14,66)		
RL8	<i>Tachigali guianensis</i>	14	19,7	16,5	16,5	16,4	3,1	2	3	0	1	2	1	0	0,425 (28,3)	62,6 (28,5)	25,89 (8,56)	10,45 (9,74)	0,0067 (13,78)	34,53 (33,95)	10,65 (60,09)
RL15	<i>Vouacapoua americana</i>	13	16	9,2	-	9,2	3,5	1	3	0	3	1	1	1	0,766 (9,3)	57,0 (22,7)	23,41 (11,46)	22,26 (13,4)	0,0067 (14,54)	16,6	5,6
RL18	<i>Zygia tetragona</i>	12	16	6,4	6,4	6,4	3	2	2	0	2	3	2	0	0,99 (8,4)	32,7 (19)	24,53 (7,11)	30,43 (10,88)	0,0061 (12,94)		
RL21	<i>Zygia tetragona</i>	12	15,6	10	10	7	3,5	2	2	0	1	2	1	0	1,015 (6,9)	29,6 (13,4)	21,88 (10,84)	27,59 (14,58)	0,007 (16,44)		

7. Positionnement des espèces sur le continuum héliophile-sciaphile

Les bases de données au sujet du tempérament des espèces vis-à-vis de la lumière sont pauvres et souvent basées sur des critères qualitatifs (Base de données Mariwenn, <http://www.ecofog.gf/mariwenn/>). Ici, l'effort a été porté sur l'établissement d'une variable quantitative positionnant l'espèce sur le continuum héliophile-sciaphile. Pour ce faire, 3 variables liées au tempérament écologique vis-à-vis de la lumière ont été calculées sur les données issues du réseau GUYAFOR. Ces 3 variables sont :

- Le quantile 0.95 du taux de croissance en diamètre (RGR95), reflétant les capacités de croissance maximale de l'espèce.
- Le taux de mortalité (MR), reflétant la capacité de l'essence à pérenniser sa position dans la forêt.
- Le DBH maximum de l'espèce (DBHmax)

Nous sommes partis de l'apriori que les essences à croissance et mortalité fortes sont généralement des espèces de début de succession (i.e. pionnières, héliophile), alors que les essences à croissance et mortalité faibles sont des espèces de fin de succession (i.e. tolérantes à l'ombre, sciaphiles). Les essences de milieu de succession (i.e. héliophiles longévives, hém-tolérantes) se placent en position intermédiaire. Le DBH maximal de l'espèce semble également lié à son statut successional : une essence à croissance rapide produira un tronc plus volumineux pour contrecarrer le désavantage mécanique d'une faible densité, alors que les essences à croissance faible produiront des troncs de plus petits diamètres et de fortes densités suffisant pour assurer la stature mécanique.

a. Calcul du DBHmax, RGR95, MR

Le DBHmax n'est autre que le DBH maximal mesuré de l'espèce.

Pour calculer RGR95 par espèce, nous avons d'abord calculé le taux de croissance moyen sur les 30 dernières années de chaque arbre de la même espèce (données provenant de la base GUYAFOR restreinte au site de Paracou). Dans cette distribution des taux de croissance pour une espèce donnée, nous avons calculé le quantile 0.95 constituant RGR95.

Le taux de mortalité (MR) représente le nombre d'arbres morts par an. Tous les arbres vivants pendant l'année 1984 ont été sommés. Les arbres recrutés après 1984 ont été supprimés. MR a été calculé comme suit :

$$\text{MR de l'espèce } i = (N_i \text{ arbre vivant à } t_1 - N_i \text{ arbres vivants à } t_2) / (t_2 - t_1)$$

b. Détermination d'une variable synthétique

Les 3 variables espèce-dépendantes décrites précédemment ont été utilisées conjointement dans une analyse des composante principale (ACP), afin d'établir une variable synthétique. Les résultats de l'ACP ont produit une première composante expliquant 56 % de la variation rencontrée (Figure 42). Cette composante oppose des essences à forte densité (*Zygia*, *Bocoa*) à des essences à faible densité (*Tachigali*, *Parkia*). Les Wapas (genre *Eperua*) occupent une position intermédiaire et sont généralement considérés comme des essences hém-tolérantes ou tolérantes. Sur la base des essences dont le comportement est connu, l'ordination produite par l'ACP semble correcte. La valeur de chacune des espèces sur cet axe sera utilisée comme valeur de trait décrivant le tempérament de l'essence vis-à-vis de la lumière (valeur très négative pour les sciaphiles, valeurs très positives pour les héliophiles).

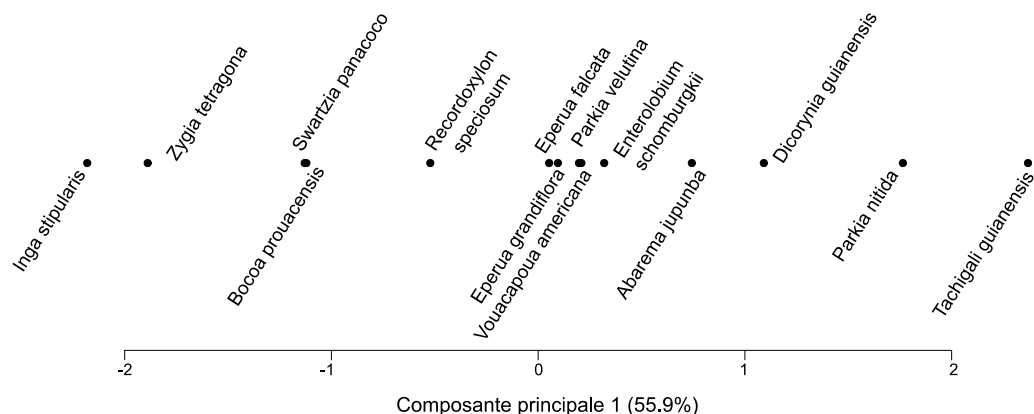


Figure 42 : Ordination des espèces étudiées sur la première composante d'une ACP incluant RGR95, DBHmax et MR.

III. Résultats

1. Infradensité

a. Variation interspécifique et intra-individuelle entre le tronc et la couronne de l'infradensité

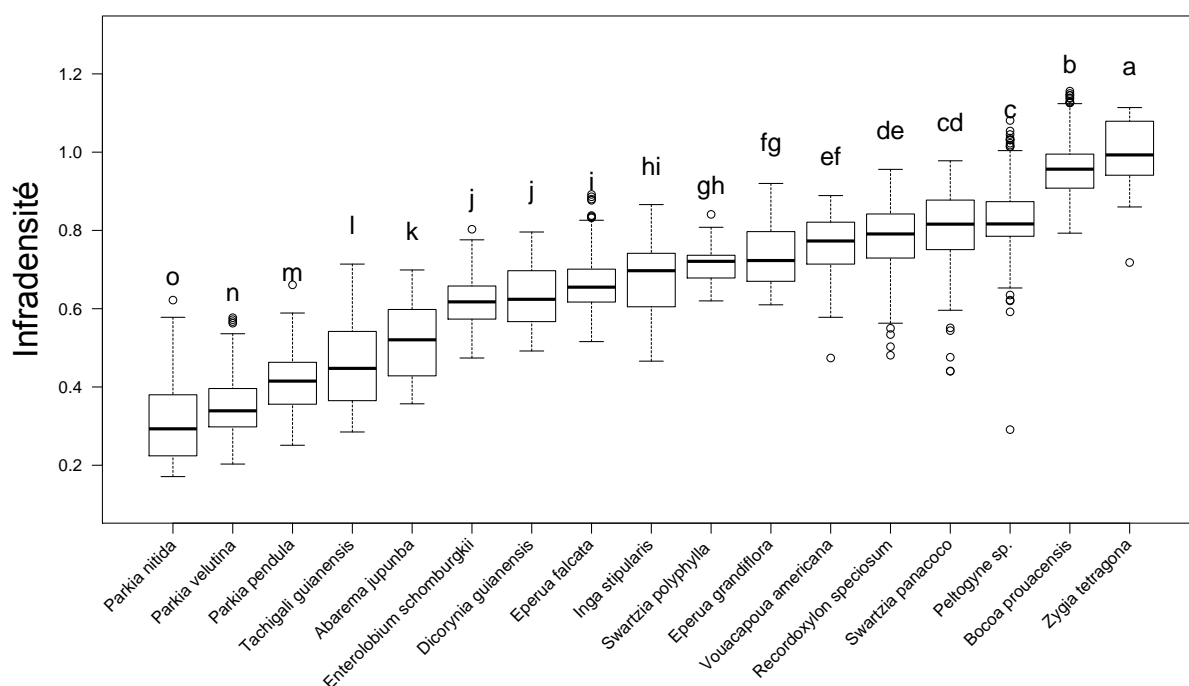


Figure 43 : Variation d'infradensité chez les espèces échantillonnées.

Le graphique inclut toutes les hauteurs de mesures. Les groupements ont été établis par un test de Tukey, suivant un test de Kruskal Wallis (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2421.122$, ddl = 16, $p < 0.001$).

L'échantillonnage réalisé à l'échelle interspécifique couvre une vaste gamme de valeurs d'ID, allant d'une valeur moyenne de 0.314 chez *Parkia nitida* (CV%) à 1.00 (CV%) chez *Zygia tetragona* (Figure 43). La valeur d'ID moyenne de l'échantillonnage est de 0.677. La gamme de valeurs s'étend de 0.17 à 1.15. Cette gamme de variation est bien supérieure à celle obtenue

pendant le projet BRIDGE (i.e. 0,237 à 0.976, 105 espèces, 431 individus) est similaire à celle de Chave *et al.* (2014) (0,09 à 1,20, 4000 individus, 58 sites).

Afin de tester la différence d'ID entre le tronc et la couronne de chaque individu et de ne pas biaiser l'analyse par le nombre d'éprouvettes de bois plus faible provenant de la couronne, nous avons sélectionné toutes les éprouvettes provenant de la couronne et nous les avons comparé à un même nombre d'éprouvettes provenant du tronc tirées aléatoirement (Table 14).

On peut dégager la tendance générale que les individus à faible ID moyenne ont une ID moyenne de la couronne significativement plus forte que celle du tronc (i.e. le genre *Parkia*, *Tachigali guianensis*, *Abarema jupumba* et un arbre de l'espèce *Dicorynia guianensis*). A contrario, les individus à forte ID moyenne, ont une ID moyenne de couronne significativement plus faible que celle du tronc (i.e *Zygia tetragona*, *Bocoa prouacensis*, *Peltogyne venosa*, *Swartzia panacoco*, *Voucapoua americana*, et un arbre de l'espèce *Recordoxylon speciosum* ainsi qu'un arbre de l'espèce *Eperua grandilfora*). Les espèces à ID intermédiaire (~ 0.6-0.7), ne présentent pas de différences significatives entre tronc et couronne (*Enterolobium schomburgkii*, *Inga stipularis*, *Eperua falcata*, *Swartzia polyphylla*, 2 arbres de l'espèce *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata*, *Recordoxylon speciosum*). Toutes espèces confondues, l'ID moyenne de la couronne est similaire à celle du tronc (i.e. 0.651 et 0.665 respectivement), cependant la gamme de variation est plus faible dans la couronne que dans le tronc (i.e. 0.35-0.95 et de 0.28-1.03 respectivement) (Figure 44).

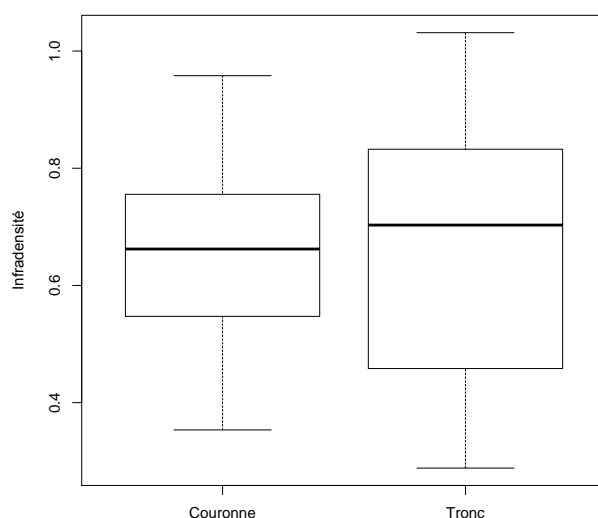


Figure 44 : Infradensité du tronc et de la couronne toutes espèces confondues.

b. Le gradient radial de l'ID

La Table 15 présente les valeurs des ratios entre l'ID moyenne à cœur (μID_{old}) et l'ID moyenne sous écorce (μID_{new}) ($\mu ID_{new}/\mu ID_{old}$) pour chaque individu. Une tendance générale montre que les arbres à faible ID moyenne, ont des ratios $\mu ID_{new}/\mu ID_{old}$ supérieurs à 1, et donc que l'ID sous écorce est plus forte que l'ID à cœur. Les arbres à forte ID moyenne, ont une ID à cœur plus forte que l'ID sous-écorce ($\mu ID_{new}/\mu ID_{old} < 1$).

Chez quelques arbres des espèces *Dicorynia guianensis*, *Eperua falcata* et *Swartzia polyphylla*, le ratio n'est pas significativement supérieur ou inférieur à 1, l'ID sous écorce et à cœur est donc similaire.

Les valeurs des ratios de l'ID corrigée ($\mu\text{ID}_{\text{new}}/\mu\text{ID}_{\text{old}}$) n'ont été calculées que pour les individus présentant du duramen coloré. Les espèces à ID très forte (*Zygia tetragona* et *Bocoa*

Table 14 : ID moyenne de l'arbre, du tronc et de la couronne pour chaque individu échantillonné.

La p. value indique une différence significative de l'ID entre le tronc et la couronne (test de Kruskal Wallis). n représente le nombre de valeurs provenant du tronc tirées aléatoirement et utilisées dans le test de Kruskal Wallis ('***' $P \leq 0,001$, '**' $P \leq 0,01$, '*' $P \leq 0,05$, ' ' $P > 0,05$)

Ind	Taxon	μID	μID tronc	μID couronne	n	p.v	Sig
SV10	<i>Parkia nitida</i>	0,297	0,288	0,353	8	0.000	***
SV5	<i>Parkia nitida</i>	0,316	0,301	0,405	8	0.000	***
RL17	<i>Parkia nitida</i>	0,328	0,305	0,434	14	0.000	***
RL26	<i>Parkia velutina</i>	0,331	0,314	0,454	7	0.000	***
SV7	<i>Parkia pendula</i>	0,349	0,334	0,449	8	0.000	***
RL22	<i>Parkia velutina</i>	0,351	0,342	0,382	13	0.000	***
SV11	<i>Parkia velutina</i>	0,370	0,351	0,472	8	0.000	***
RL8	<i>Tachigali guianensis</i>	0,431	0,384	0,615	16	0.000	***
RL25	<i>Parkia pendula</i>	0,444	0,433	0,518	8	0.000	***
RL24	<i>Parkia pendula</i>	0,447	0,431	0,528	8	0.000	***
RL23	<i>Tachigali guianensis</i>	0,496	0,484	0,583	10	0.000	***
RL7	<i>Abarema jupunba</i>	0,511	0,509	0,521	12	0.000	***
RL16	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,603	0,614	0,567	19	0.011	*
SV8	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	0,622	0,625	0,602	8	0.174	
SV13	<i>Inga stipularis</i>	0,642	0,638	0,661	11	0.203	
RL14	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,644	0,650	0,620	16	0.609	
RL20	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,644	0,664	0,570	15	0.302	
SV6	<i>Eperua falcata</i>	0,666	0,673	0,616	6	0.549	
RL10	<i>Eperua falcata</i>	0,673	0,698	0,566	15	0.172	
SV12	<i>Eperua falcata</i>	0,679	0,683	0,661	9	0.205	
RL11	<i>Eperua grandiflora</i>	0,711	0,721	0,672	14	0.728	
SV15	<i>Swartzia polyphylla</i>	0,713	0,718	0,663	7	0.184	
SV4	<i>Inga stipularis</i>	0,713	0,708	0,740	10	0.212	
RL13	<i>Eperua grandiflora</i>	0,716	0,728	0,669	14	0.106	
RL5	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,758	0,779	0,678	13	0.001	**
RL15	<i>Vouacapoua americana</i>	0,769	0,785	0,701	15	0.006	**
RL4	<i>Swartzia panacoco</i>	0,781	0,806	0,680	15	0.001	**
RL1	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,798	0,803	0,773	9	0.153	
SV1	<i>Eperua grandiflora</i>	0,801	0,810	0,751	9	0.004	**
RL2	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,815	0,824	0,706	3	0.194	
RL3	<i>Swartzia panacoco</i>	0,821	0,840	0,753	15	0.002	**
SV14	<i>Swartzia panacoco</i>	0,831	0,845	0,774	15	0.000	***
RL19	<i>Peltogyne venosa</i>	0,831	0,840	0,790	17	0.000	***
RL6	<i>Peltogyne venosa</i>	0,834	0,853	0,758	17	0.000	***
RL9	<i>Peltogyne venosa</i>	0,855	0,870	0,790	14	0.000	***
SV9	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,926	0,936	0,878	12	0.000	***
RL12	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,969	0,981	0,917	15	0.000	***
SV3	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,992	1,000	0,922	8	0.000	***
RL18	<i>Zygia tetragona</i>	0,994	1,020	0,900	18	0.000	***
RL21	<i>Zygia tetragona</i>	1,015	1,031	0,958	18	0.000	***

Table 15 : Le gradient radial d'ID et d'IDc des rondelles récoltée à la base du tronc.

μID et μIDc , moyenne d'ID et d'IDc. μID_{old} , μIDc_{old} , μID_{new} et μIDc_{new} , moyenne d'ID et d'IDc à cœur et moyenne d'ID et d'IDc sous écorce. $\mu ID_{new}/\mu ID_{old}$ et $\mu IDc_{new}/\mu IDc_{old}$, ratios des variables précédentes. Sig, significativité des ratios par test t de Student entre μID_{new} et μIDc_{old} et μIDc_{new} et μIDc_{old} ('***' $P \leq 0,001$, '**' $P \leq 0,01$, '*' $P \leq 0,05$, ' ' $P > 0,05$).

Ind	Taxon	μID	μID_{old}	μID_{new}	$\mu ID_{new}/\mu ID_{old}$	Sig	μIDc	μIDc_{old}	μIDc_{new}	$\mu IDc_{new}/\mu IDc_{old}$	Sig
SV10	<i>Parkia nitida</i>	0,275	0,204	0,404	1,977	***	-	-	-	-	-
SV5	<i>Parkia nitida</i>	0,280	0,198	0,411	2,073	***	-	-	-	-	-
SV7	<i>Parkia pendula</i>	0,317	0,277	0,375	1,357	***	-	-	-	-	-
RL26	<i>Parkia velutina</i>	0,343	0,290	0,457	1,580	**	-	-	-	-	-
RL17	<i>Parkia nitida</i>	0,349	0,213	0,544	2,549	***	-	-	-	-	-
SV11	<i>Parkia velutina</i>	0,353	0,308	0,407	1,320	***	-	-	-	-	-
RL22	<i>Parkia velutina</i>	0,360	0,298	0,458	1,537	***	-	-	-	-	-
RL8	<i>Tachigali guianensis</i>	0,371	0,361	0,394	1,090	*	-	-	-	-	-
RL25	<i>Parkia pendula</i>	0,437	0,390	0,498	1,276	***	0,434	0,376	0,498	1,326	***
RL24	<i>Parkia pendula</i>	0,438	0,403	0,526	1,307	**	-	-	-	-	-
RL23	<i>Tachigali guianensis</i>	0,510	0,460	0,564	1,226	***	-	-	-	-	-
RL7	<i>Abarema jupunba</i>	0,630	0,573	0,689	1,204	***	-	-	-	-	-
SV8	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	0,652	0,583	0,757	1,300	***	-	-	-	-	-
SV13	<i>Inga stipularis</i>	0,680	0,606	0,745	1,229	***	-	-	-	-	-
RL16	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,707	0,696	0,725	1,042	*	0,672	0,649	0,696	1,072	**
RL14	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,714	0,700	0,727	1,038		0,682	0,653	0,698	1,068	**
SV6	<i>Eperua falcata</i>	0,726	0,768	0,701	0,913		0,703	0,700	0,701	1,002	
RL20	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,726	0,677	0,779	1,151	***	0,693	0,631	0,747	1,184	***
SV12	<i>Eperua falcata</i>	0,728	0,740	0,717	0,968		0,728	0,740	0,717	0,968	
SV15	<i>Swartzia polyphylla</i>	0,732	0,708	0,760	1,074		-	-	-	-	-
SV4	<i>Inga stipularis</i>	0,735	0,617	0,838	1,358	***	-	-	-	-	-
RL10	<i>Eperua falcata</i>	0,765	0,776	0,649	0,836	***	0,675	0,645	0,649	1,006	
RL11	<i>Eperua grandiflora</i>	0,770	0,873	0,727	0,832	***	0,727	0,726	0,727	1,001	
RL13	<i>Eperua grandiflora</i>	0,801	0,837	0,713	0,851	***	0,717	0,695	0,713	1,025	
RL15	<i>Vouacarpoua americana</i>	0,828	0,843	0,814	0,967	**	0,671	0,640	0,695	1,086	
RL5	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,830	0,788	0,871	1,105	***	-	-	-	-	-
SV1	<i>Eperua grandiflora</i>	0,854	0,865	0,814	0,941	**	0,772	0,719	0,814	1,133	***
RL1	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,863	0,797	0,941	1,181	***	-	-	-	-	-
RL4	<i>Swartzia panacoco</i>	0,863	0,766	0,943	1,230	***	-	-	-	-	-
RL3	<i>Swartzia panacoco</i>	0,885	0,800	0,968	1,209	***	-	-	-	-	-
RL2	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,886	0,857	0,925	1,079	***	-	-	-	-	-
SV14	<i>Swartzia panacoco</i>	0,891	0,820	0,958	1,168	***	-	-	-	-	-
RL9	<i>Peltogyne venosa</i>	0,913	1,023	0,876	0,856	***	0,882	0,907	0,876	0,966	
RL19	<i>Peltogyne venosa</i>	0,917	1,002	0,888	0,886	***	0,867	0,867	0,888	1,025	
RL6	<i>Peltogyne venosa</i>	0,920	0,988	0,895	0,906	***	0,882	0,854	0,895	1,048	**
SV9	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,997	1,056	0,964	0,913	*	0,950	0,990	0,924	0,933	**
RL12	<i>Bocoa prouacensis</i>	1,033	1,118	0,988	0,884	***	0,989	1,035	0,946	0,914	***
SV3	<i>Bocoa prouacensis</i>	1,046	1,121	1,018	0,908	***	0,994	1,039	0,976	0,939	***
RL18	<i>Zygia tetragona</i>	1,053	1,080	0,967	0,896	***	1,021	1,036	0,942	0,909	***
RL21	<i>Zygia tetragona</i>	1,056	1,093	0,968	0,885	***	1,025	1,059	0,943	0,890	***

prouacensis) montrent la même tendance, une ID plus faible sous écorce qu'à cœur, malgré le calcul de l'IDc.

Cependant chez *Voucapoua americana*, *Peltogyne venosa* et le genre *Eperua*, la prise en compte de l'IDc a supprimé la significativité d'un ratio inférieur à 1, suggérant que l'IDc à cœur est de même valeur que l'IDc sous écorce. On n'observe pas d'inversion significative du ratio après calcul de l'IDc, excepté chez un arbre de l'espèce *Eperua grandiflora* (SV1).

c. Le gradient vertical à cœur de l'ID

La Table 16 présente les valeurs des ratios entre les ID moyennes à cœur de la rondelle prélevée à la base du tronc (R1) et sous la fourche (R3) ($\mu\text{IDR1}_{\text{old}}/\mu\text{IDR3}_{\text{old}}$) pour chaque individu. Comme pour le gradient radial, la tendance générale montre que les arbres à faible ID moyenne, ont des ratios $\mu\text{IDR1}_{\text{old}}/\mu\text{IDR3}_{\text{old}}$ supérieurs à 1, et donc que l'ID à cœur sous la fourche est plus forte que l'ID à cœur à la base du tronc. Les arbres à forte ID moyenne, ont une ID à cœur sous fourche plus faible que l'ID à cœur à la base du tronc ($\mu\text{IDR1}_{\text{old}}/\mu\text{IDR3}_{\text{old}} < 1$).

Chez quelques arbres des espèces *Parkia velutina*, *P. pendula*, *Tachigali*, et *Inga*, le ratio n'est pas significativement supérieur ou inférieur à 1, l'ID à cœur sous fourche et à la base du tronc est donc similaire.

Les espèces à ID forte (*Zygia tetragona*, *Bocoa prouacensis* et *Peltogyne venosa*) montrent la même tendance : une ID plus faible à cœur sous fourche, qu'à la base du tronc, malgré la prise en compte de l'IDc.

Cependant chez *Voucapoua americana* et deux arbres de l'espèce *Eperua grandiflora*, la prise en compte de l'IDc a supprimé la significativité d'un ratio inférieur à 1, suggérant que l'IDc à cœur à la base du tronc et sous la fourche sont similaires.

d. Le lien entre le gradient radial à la base et le gradient vertical à cœur de l'ID

La mise en relation des gradients verticaux et radiaux d'ID, permet d'établir 3 groupements d'espèces : (1) les espèces à ID croissante à la fois sur le rayon et la hauteur (en vert, Figure 45), (2) les espèces à ID croissante sur le rayon et décroissante avec la hauteur (en bleu, Figure 45), ainsi que (3) les espèces à ID décroissante à la fois sur le rayon et sur la hauteur (en orange, Figure 45). Ces 3 groupements correspondent respectivement aux espèces à faible, intermédiaire et forte ID moyenne.

Néanmoins, la prise en compte de l'IDc vient quelque peu modifier les groupements précédemment établis (Figure 45). *Zygia* et *Bocoa* restent des espèces appartenant au 3ème groupement alors que *Peltogyne* et le genre *Eperua* se retrouvent à la frontière entre le groupement 2 et 3 et que *Voucapoua* se retrouve à la frontière entre le groupement 1 et 2. *Peltogyne* et le genre *Eperua* expriment un gradient vertical décroissant significatif (Table 16) alors que son gradient radial n'est pas significatif (Table 15). Ces espèces forment un 4ème groupement à ID décroissante avec la hauteur à cœur et stable sur le rayon. *Voucapoua americana* peut former un 5ème groupement ne présentant aucune variation sur la hauteur comme sur le rayon.

Table 16 : Le gradient vertical d'ID et d'IDc entre les rondelles récoltées à la base du tronc et sous la fourche.

μ ID et μ IDc, moyenne d'ID et d'IDc de l'arbre. μ IDR1_{old}, μ IDR1c_{old}, μ IDR3_{old} et μ IDR3c_{old}, moyenne d'ID et d'IDc à cœur de la rondelle à la base et sous fourche. μ IDR1_{old}/ μ IDR3_{old} et μ IDcR1_{old}/ μ IDcR3_{old}, ratios des variables précédentes. Sig, significativité des ratios par test de Student entre μ IDR1_{old} et μ IDR3c_{old} et μ IDcR1_{old} et μ IDcR3_{old} ('***' $P \leq 0,001$, '**' $P \leq 0,01$, '*' $P \leq 0,05$, ' ' $P > 0,05$).

Ind.	Taxon	μ ID	μ IDR1 _{old}	μ IDR3 _{old}	μ IDR1 _{old} / μ IDR3 _{old}	Sig	μ IDc	μ IDcR1 _{old}	μ IDcR3 _{old}	μ IDcR1 _{old} / μ IDcR3 _{old}	Sig
SV10	<i>Parkia nitida</i>	0,297	0,204	0,452	2,212	*	-	-	-	-	-
SV5	<i>Parkia nitida</i>	0,316	0,198	0,389	1,959	***	-	-	-	-	-
RL17	<i>Parkia nitida</i>	0,328	0,213	0,311	1,455	*	-	-	-	-	-
RL26	<i>Parkia velutina</i>	0,331	0,290	0,324	1,118	*	-	-	-	-	-
SV7	<i>Parkia pendula</i>	0,349	0,277	0,400	1,445	***	-	-	-	-	-
RL22	<i>Parkia velutina</i>	0,351	0,298	0,357	1,198		-	-	-	-	-
SV11	<i>Parkia velutina</i>	0,370	0,308	0,373	1,212	***	-	-	-	-	-
RL8	<i>Tachigali guianensis</i>	0,431	0,361	0,449	1,243	*	-	-	-	-	-
RL25	<i>Parkia pendula</i>	0,444	0,390	0,475	1,215	**	0,443	0,376	0,475	1,263	**
RL24	<i>Parkia pendula</i>	0,447	0,403	0,449	1,115		-	-	-	-	-
RL23	<i>Tachigali guianensis</i>	0,496	0,460	0,515	1,118		-	-	-	-	-
RL7	<i>Abarema jupunba</i>	0,511	0,573	0,480	0,838	*	-	-	-	-	-
RL16	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,603	0,696	0,536	0,770	***	0,580	0,649	0,525	0,809	***
SV8	<i>Enterolobium schomburgkii</i>	0,622	0,583	0,668	1,146	***	-	-	-	-	-
SV13	<i>Inga stipularis</i>	0,642	0,606	0,592	0,976		-	-	-	-	-
RL14	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,644	0,700	0,557	0,795	**	0,617	0,653	0,535	0,818	**
RL20	<i>Dicorynia guianensis</i>	0,644	0,677	0,535	0,790	***	0,617	0,631	0,513	0,813	***
SV6	<i>Eperua falcata</i>	0,666	0,768	0,606	0,788	***	0,655	0,700	0,606	0,865	**
RL10	<i>Eperua falcata</i>	0,673	0,776	0,638	0,821	**	0,627	0,645	0,638	0,989	
SV12	<i>Eperua falcata</i>	0,679	0,740	0,631	0,852	**	0,679	0,740	0,631	0,852	**
RL11	<i>Eperua grandiflora</i>	0,711	0,873	0,683	0,781	***	0,694	0,726	0,683	0,941	***
SV15	<i>Swartzia polyphylla</i>	0,713	0,708	0,655	0,925		-	-	-	-	-
SV4	<i>Inga stipularis</i>	0,713	0,617	0,650	1,052		-	-	-	-	-
RL13	<i>Eperua grandiflora</i>	0,716	0,837	0,666	0,796	***	0,681	0,695	0,666	0,958	
RL5	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,758	0,788	0,639	0,810	***	-	-	-	-	-
RL15	<i>Vouacapoua americana</i>	0,769	0,843	0,774	0,919	**	0,636	0,640	0,635	0,992	
RL4	<i>Swartzia panacoco</i>	0,781	0,766	0,692	0,904	***	-	-	-	-	-
RL1	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,798	0,797	0,669	0,840	**	-	-	-	-	-
SV1	<i>Eperua grandiflora</i>	0,801	0,865	0,742	0,858	***	0,758	0,719	0,742	1,033	
RL2	<i>Recordoxylon speciosum</i>	0,815	0,857	0,756	0,881	***	-	-	-	-	-
RL3	<i>Swartzia panacoco</i>	0,821	0,800	0,737	0,921	*	-	-	-	-	-
SV14	<i>Swartzia panacoco</i>	0,831	0,820	0,758	0,924	**	-	-	-	-	-
RL6	<i>Peltogyne venosa</i>	0,834	0,988	0,794	0,803	***	0,815	0,854	0,773	0,906	***
RL19	<i>Peltogyne venosa</i>	0,837	1,002	0,782	0,781	***	0,815	0,867	0,782	0,903	***
RL9	<i>Peltogyne venosa</i>	0,855	1,023	0,819	0,800	***	0,841	0,907	0,819	0,903	**
SV9	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,926	1,056	0,865	0,819	***	0,889	0,990	0,828	0,837	***
RL12	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,969	1,118	0,883	0,790	***	0,929	1,035	0,846	0,817	***
SV3	<i>Bocoa prouacensis</i>	0,992	1,121	0,906	0,808	***	0,950	1,039	0,874	0,841	***
RL18	<i>Zygia tetragona</i>	0,994	1,080	1,045	0,968	*	0,967	1,036	1,006	0,971	*
RL21	<i>Zygia tetragona</i>	1,015	1,093	1,075	0,984	*	0,987	1,059	1,032	0,975	

e. Description qualitative des profils d'ID observés à la base de l'arbre

D'un point de vue qualitatif, nous avons établi trois types de profils radiaux d'ID (Figure 46) :

- (1) Les profils 'en V' présentent une ID faible à cœur qui augmente linéairement de part et d'autre de la moelle en direction de l'écorce (*Recordoxylon Swartzia panacoco*, *Abarema*). Ce profil correspond également à celui de *Dicorynia* (cf. Chapitre II) et *Tachigali* (Annexe 4).
- (2) Les profils 'en U' présentent également une densité très faible à cœur et qui reste faible de part et d'autre de la moelle sur plusieurs centimètres pour finalement augmenter en direction de l'écorce (*Parkia nitida*, *Inga*, *Enterolobium*). Ce profil correspond également à celui du genre *Parkia* (Annexe 4).
- (3) Les profils 'en bosse' présentent une ID plus forte à cœur que sous-écorce. L'ID à cœur est relativement stable chez *Zygia*, alors qu'elle augmente légèrement chez *Eperua falcata*, et décroît chez *Peltogyne*. Ces 3 essences présentent une diminution abrupte de l'ID au niveau de la zone de transition aubier-duramen. L'ID plus forte dans le duramen est une conséquence de l'accumulation d'extractibles lors de sa formation. Ce type de variation est également présent chez *Eperua grandiflora* et *Voucapoua americana*. (Annexe 4).

Quelle que soit l'espèce considérée, on observe que le duramen coloré (lorsque celui est présent) est toujours très chargée en eau contrairement à l'aubier. Ceci se caractérise visuellement par la finesse de la zone grise séparant les courbes d'humidité (vert) et d'humidité maximale (bleu) (très bien illustrée chez *Eperua falcata* et *Peltogyne* (Figure 46).

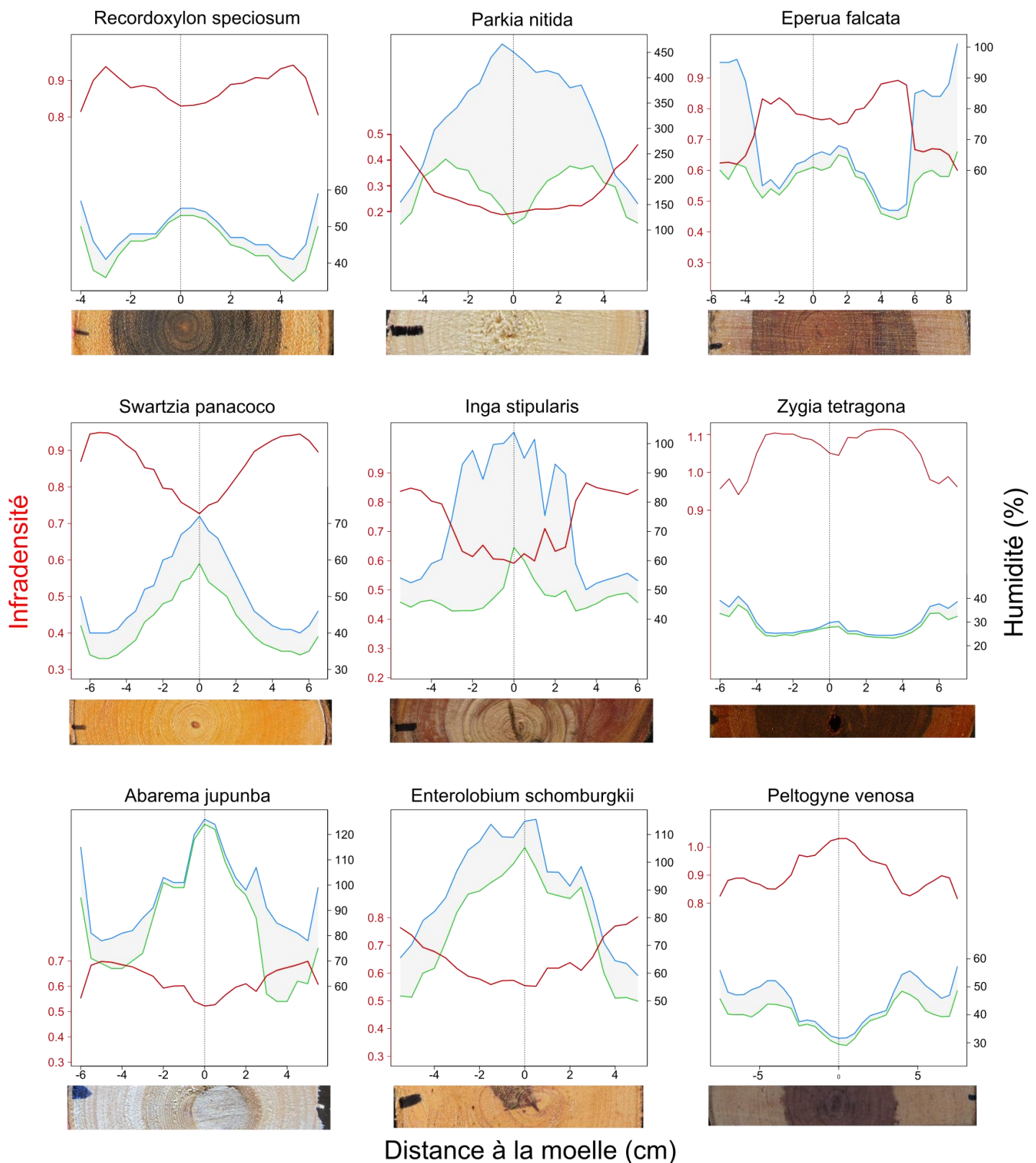


Figure 46 : Vue générale et qualitative des profils radiaux d'ID.

La colonne de gauche présente des exemples du profil 'en V', celle du milieu des exemples du profil 'en U' et celle de droite des exemples du profil 'en bosse'. Chaque profil est présenté en lien avec le diamètre de bois mesuré. L'infradensité (ID) est représentée par la courbe rouge, alors que l'humidité verte et l'humidité saturée du bois sont représentées respectivement par les courbes vertes et bleues. La bande grise séparant les courbes vertes et bleues correspond au volume vide du bois non occupée par l'eau (i.e. occupée par les gaz) à l'état vert. Par soucis de clarté, les échelles sont adaptées à chaque profil.

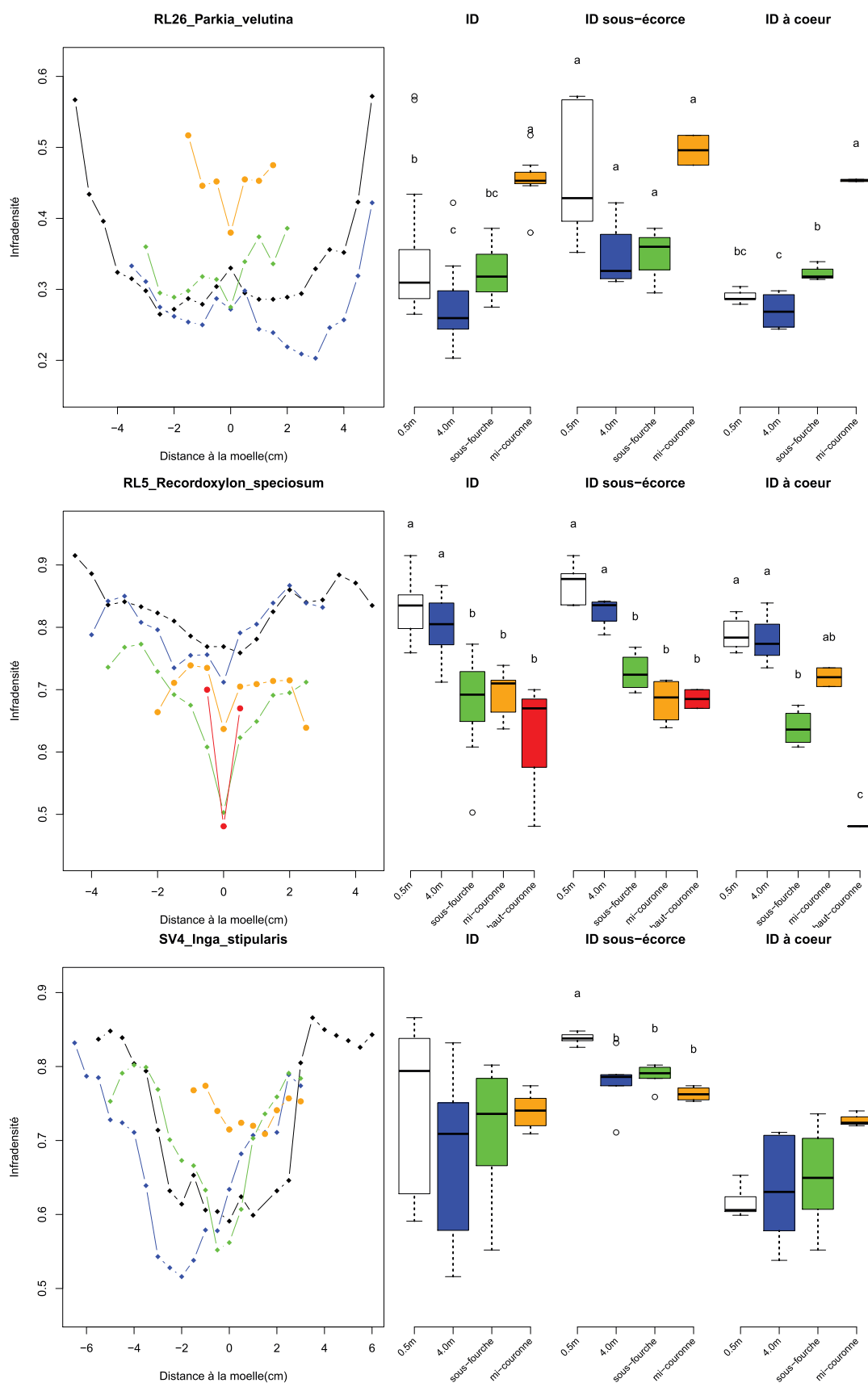


Figure 47 : Les tendances générales de la variation verticale d'ID chez les espèces à duramen clair ou pour lesquelles, la quantité d'extraits est inconnue. Les profils des différentes hauteurs sont présentés sur la gauche (losange, dans le tronc ; rond, dans la couronne). Les groupements issues du test de Tukey sont présentés pour l'ID moyenne (ID), l'ID sous-écorce et l'ID à cœur. Les couleurs des boxplots et des profils correspondent aux différentes hauteurs.

f. Tendances générales de la variation verticale d'ID

Concernant les essences ne présentant pas de duramen coloré (ou pas encore duraminisé), on observe 3 tendances de variation verticales d'ID du bas vers le haut. Les essences à bois peu dense, ont généralement une ID moyenne plus forte à la base qui décroît jusqu'à 4m puis ré-augmente dans les parties les plus hautes de l'arbre (e.g. *Parkia velutina*, Figure 47). Ce patron s'observe également pour l'ID à cœur, et est suggéré pour l'ID sous-écorce sans être significative. C'est le cas du genre *Parkia*, de *Tachigali*, *Abarema*, *Enterolobium* et *Dicorynia* (2 arbres) (Annexe 5).

Le cas de *Recordoxylon* (Figure 47) met en évidence un autre patron de variation avec la hauteur. Quelle que soit l'ID considérée (sous-écorce, à cœur ou moyenne), on observe une tendance à la décroissance de l'ID depuis la base du tronc vers la couronne. C'est également le cas de *Swartzia* et d'un arbre chez *Dicorynia* (Annexe 5).

Le troisième type de variation avec la hauteur est exclusif à l'espèce *Inga stipularis* (Figure 47) pour laquelle, on n'observe pas ou très peu de variation d'ID avec la hauteur, quelle que soit l'ID considérée. Le genre *Eperua* présente un type de variation similaire, la seule différence étant due à une chute importante de l'ID depuis la base jusqu'à 4m qui se stabilise ensuite dans les parties plus hautes de l'arbre (Annexe 5).

A la vue des différents types de profils décrits précédemment et au possible investissement important en extractibles chez certaines espèces à duramen coloré (Figure 46), le même type d'analyse a été effectué sur les essences à profils 'en bosse', prenant en compte à la fois l'ID et l'IDc (Figure 48). Cette IDc a pu être calculée à partir de valeur de quantité d'extractibles connues et issues de la bibliographie. Lorsque l'on considère seulement l'ID, les essences à bois très dense (Figure 48), présentent la même décroissance d'ID du bas vers le haut illustrée chez *Recordoxylon*. La prise en compte de l'IDc diminue la densité moyenne de l'arbre, mais réduit également la variation rencontrée dans les différentes hauteurs du tronc car ce dernier contient du duramen. Malgré la correction de l'ID, la décroissance du bas vers le haut est toujours observée. Le même patron s'observe chez *Voucapoua* (Annexe 4).

g. Modélisation des variations radiale d'ID

Les essences à duramen clair et les essences pour lesquelles, le taux d'extraits est inconnu

Les Figure 49 à 51, ainsi que l'Annexe 6 présentent les résultats des modèles linéaires mixtes ajustés à l'échelle spécifique sur les essences ne présentant pas de duramen coloré ou pour lesquelles, le taux d'extrait n'est pas connu. Les ajustements ont visé à modéliser l'ID mesurée chez ces espèces, prenant en compte l'effet individuel, l'effet de la hauteur et celui du rayon de mesure comme des variables qualitatives à effets aléatoires.

Pour toutes les espèces étudiées, les modèles prenant en compte un effet aléatoire de la hauteur de mesure sur l'intercept ont été sélectionnés, validant les résultats précédents au sujet de l'effet de la hauteur de coupe sur la densité mesurée près de la moelle. Chez *Inga stipularis*, un modèle linéaire complet incluant les effets liés à l'individu, à la hauteur de coupe et au rayon de mesure a été sélectionné (Figure 49, Annexe 6) et suggère que l'augmentation d'ID par unité de distance est identique quelle que soit la position sur le rayon, mais qu'elle va être dépendante du rayon de mesure, ainsi que de la hauteur de coupe et de l'individu considéré.

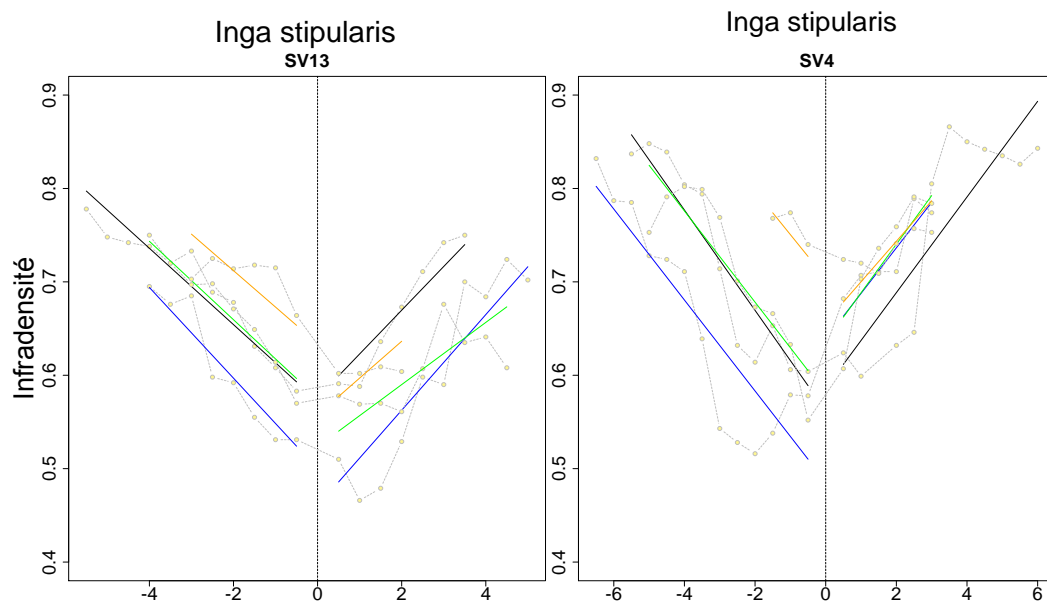


Figure 49 : Accroissement linéaire de l'ID chez *Inga stipularis*.

Les droites de régressions correspondent à l'ajustement du modèle linéaire mixte linéaire complet (Annexe 6) pour les différents rayons et hauteurs de mesures. 50cm, noir ; 4m, bleu ; sous-fourche, vert ; mi-couronne, orange.

Chez tous les représentants du genre *Parkia*, un modèle curvilinéaire convexe sans effet individuel sur l'intercept a été sélectionné, suggérant que l'ID moyenne à cœur ne varie pas en fonction de l'individu. Chez *Parkia velutina* et *P. nitida*, deux modèles très similaires ont été sélectionnés (Annexe 6). Le modèle sélectionné chez *P. pendula* est cependant plus simple puisqu'il n'inclut aucun effet du rayon de mesure sur les coefficients du modèle. Le modèle curvilinéaire convexe suggère que l'ID reste relativement faible jusqu'à une certaine distance de la moelle, puis s'accroît plus rapidement en périphérie de la section. *Enterolobium* suit le même type de profil (Annexe 6). Dans certains cas, on observe tout d'abord une légère décroissance de l'ID près de la moelle et en direction de l'écorce puis une augmentation de l'ID en périphérie (Figure 50, RL17). Il est intéressant de noter que chez le genre *Parkia*, on constate très souvent une inversion du patron de

variation dans les parties hautes de l'arbre, avec une ID plus forte à cœur qui décroît en direction de l'écorce (Figure 50, Annexe 6).

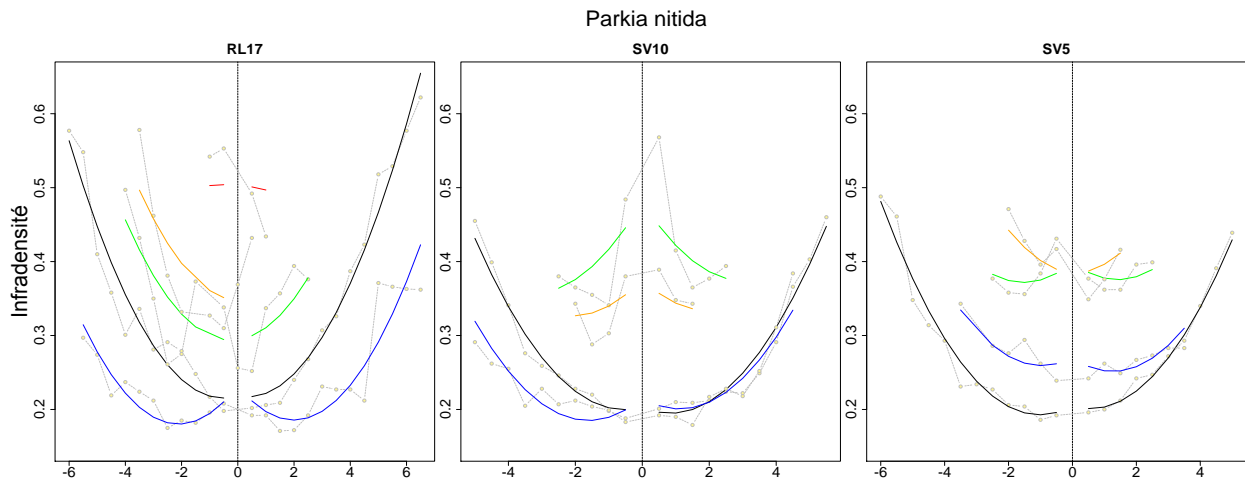


Figure 50 : Accroissement curvilinéaire linéaire convexe de l'ID chez *Parkia nitida*. Les droites de régressions correspondent à l'ajustement du modèle polynomial mp4 (Annexe 6) pour les différents rayons et hauteurs de mesures. Même couleur qu'en (Figure 49).

Chez *Swartzia*, le modèle polynomial concave complet a été sélectionné, incluant un effet aléatoire significatif de la part de l'individu, de la hauteur de coupe et du rayon de mesure sur tous les coefficients du modèle, suggérant un effet de ces 3 niveaux de mesure sur l'ID à cœur et sur l'évolution de l'ID en direction de l'écorce. Le modèle polynomial concave se différencie d'un modèle linéaire simple par le fait que l'augmentation d'ID par unité de distance va être plus forte à proximité du centre de la section que dans sa périphérie, dans laquelle l'ID évolue toujours de manière croissante mais très faiblement par unité de distance, suggérant une quasi-stabilisation de l'ID à une certaine distance du centre de la section. Le même type de modèle a été retenu pour décrire l'évolution de l'ID le long du rayon chez *Recordoxylon* (Annexe 6).

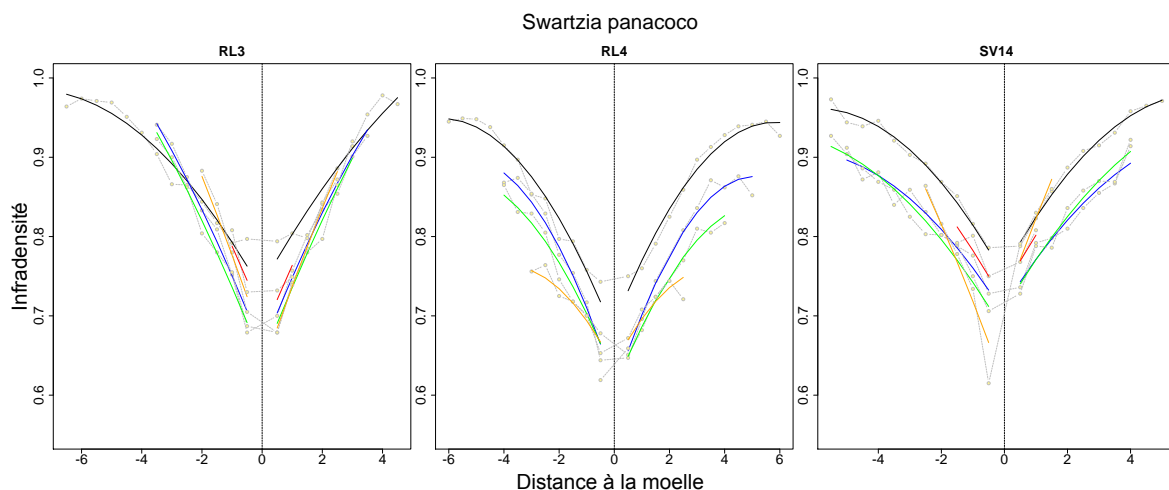


Figure 51 : Accroissement curvilinéaire linéaire concave de l'ID chez *Swartzia panacoco*. Les droites de régression correspondent à l'ajustement du modèle polynomial complet (Annexe 6) pour les différents rayons et hauteurs de mesures. Mêmes couleurs qu'en Figure 49.

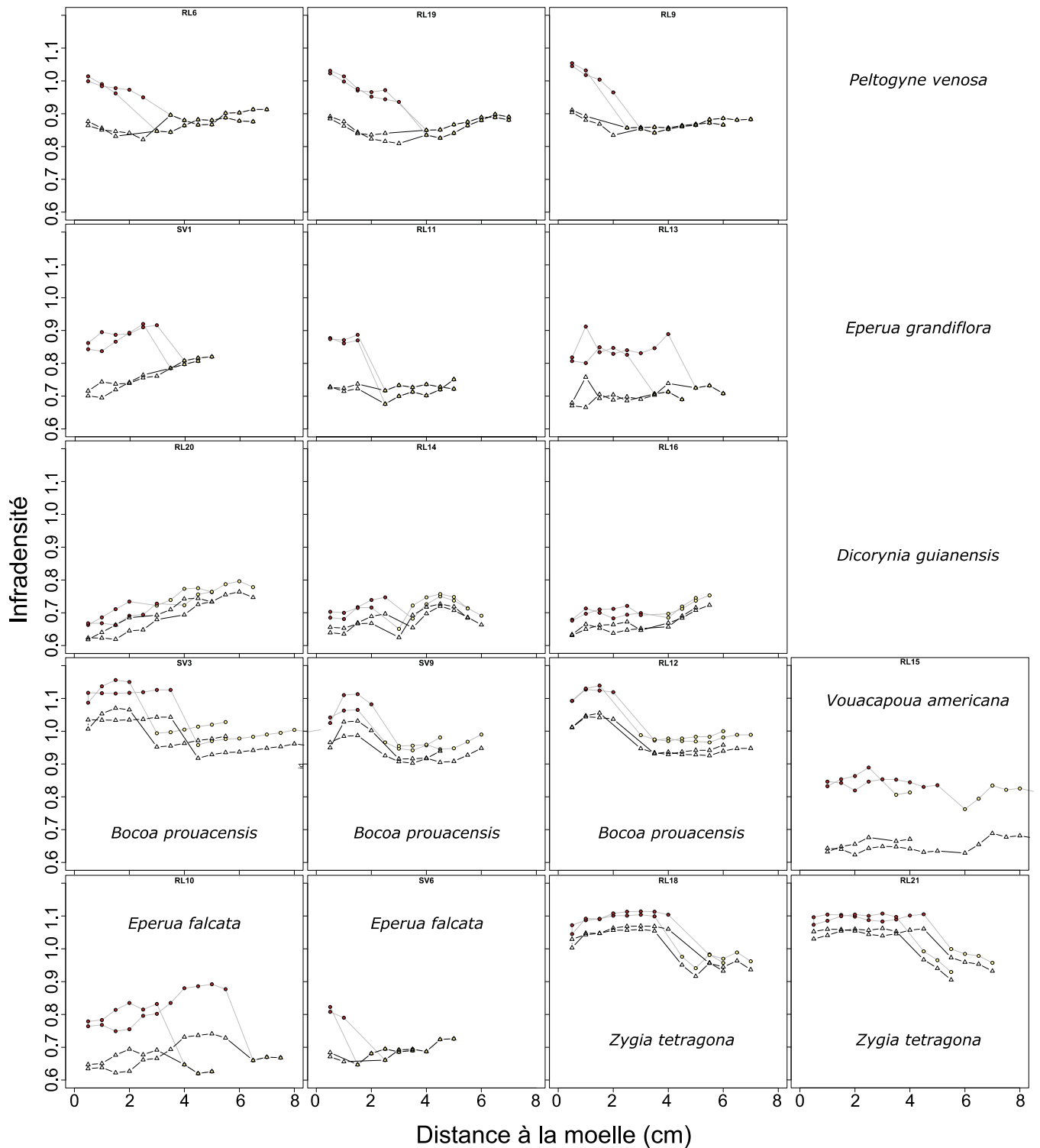


Figure 52 : Comparaison des profils radiaux d'ID mesurée et d'ID corrigée. Les points colorés sont les valeurs d'ID mesurée (marron, duramen ; jaune, aubier). Les triangles correspondent aux mêmes donnée après correction de l'ID par la teneur en extractibles. Pour plus de clarté, les profils sont représentés en position radiale absolues, chaque série de point liés par la même ligne représente le rayon de mesure.

Comparaison de l'ID et de l'IDc sur le rayon

Avant de modéliser les variations d'ID dans l'arbre chez les essences pour lesquelles les taux d'extraits du bois sont connus, nous avons vérifié la validité de la correction de l'ID en comparant visuellement les séries de données radiales de l'ID et de l'IDc (Figure 52). Dans le cas de *Peltogyne*, *Eperua grandiflora*, *E. falcata* et *Vouacapoua*, la correction de l'ID du duramen conduit à un profil radial stable avec une ID peu ou pas variable de la moelle vers l'écorce. Cependant, chez *Bocoa* et *Zygia*, même après correction, on observe toujours une diminution franche de l'ID au niveau de la transition aubier-duramen. Il paraît peu probable que cette cassure existe sans la présence de duramen. Il est cependant probable que la variabilité inter-individuelle de la teneur en extractibles ou sa sous-estimation dans les bases de données actuelles soient responsable de la présence de cette cassure. L'étude de jeunes individus peu ou pas duraminisés près de la moelle est donc nécessaire.

Etude du bois non duraminisé près de la moelle chez *Bocoa prouacensis*, *Zygia tetragona* et *Eperua grandiflora*

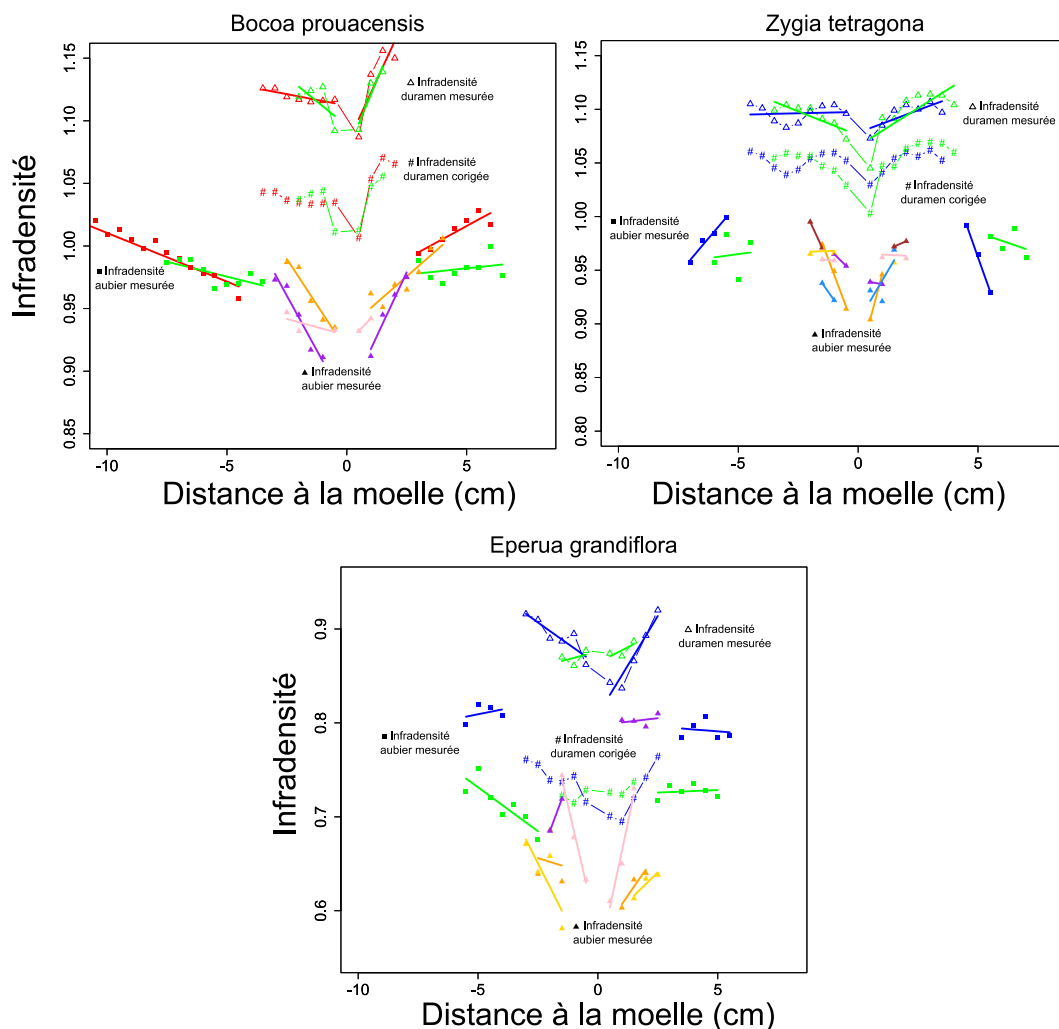


Figure 53 : Positionnement des petits arbres peu ou pas duraminisés chez *Bocoa prouacensis*, *Zygia tetragona* et *Eperua grandiflora*.

Une couleur représente un individu. Les carrés pleins et les triangles vides correspondent respectivement à l'aubier et au duramen mesuré, les dièses correspondent à l'ID corrigée du duramen chez les plus gros arbres. Les triangles pleins correspondent à l'aubier des petits arbres.

L'échantillonnage de petits arbres peu ou pas duraminisés permet la comparaison de l'ID de l'aubier à cœur avec celle de l'aubier en périphérie (Figure 53). Dans le cas de *Bocoa*, l'IDc du duramen à cœur est supérieure à l'ID mesurée de l'aubier à cœur chez de jeunes arbres. Qui plus est, les données d'ID de l'aubier mesurées à proximité de la moelle chez les petits individus se positionnent correctement en rapport à l'aubier mesuré en périphérie chez les plus gros arbres. De simples régressions linéaires (Figure 53), suggèrent que l'ID chez *Bocoa* croît depuis la moelle vers la périphérie. En effet, un modèle polynomial (Figure 54) est adapté pour décrire la variation d'ID en fonction de la distance à la moelle.

Chez *Zygia*, l'IDc du duramen à cœur est supérieure à l'ID mesurée de l'aubier à cœur chez de jeunes arbres (Figure 53). A nouveau, les données d'ID de l'aubier mesurées à proximité de la moelle chez les petits individus se positionnent correctement en rapport à l'aubier mesuré en périphérie chez les plus gros arbres.

De simples régressions linéaires (Figure 53), suggèrent que l'ID chez *Zygia* croît depuis la moelle vers la périphérie atteint une valeur maximale à environ 4 cm de la moelle puis décroît en direction de l'écorce. En effet, un modèle polynomial (Figure 54) est adapté pour décrire la variation d'ID en fonction de la distance à la moelle avec une première phase croissante, puis une seconde phase décroissante.

Chez *Eperua grandiflora*, l'IDc est à nouveau supérieure à celle mesurée chez de jeunes arbres (Figure 53). Cependant, les données d'ID de l'aubier mesuré à proximité de la moelle chez les petits individus se positionnent correctement en rapport à l'aubier mesuré en périphérie chez les plus gros arbres, tout comme les données d'IDc des plus gros arbres. Cependant, la prise en compte des valeurs d'aubier mesurée chez les petits arbres permet de montrer que l'ID chez *Eperua grandiflora* est linéairement croissante depuis la moelle vers l'écorce (Figure 54), alors que l'on peut la considérer relativement stable si l'on conserve l'IDc des valeurs de duramen des gros arbres (Figure 53).

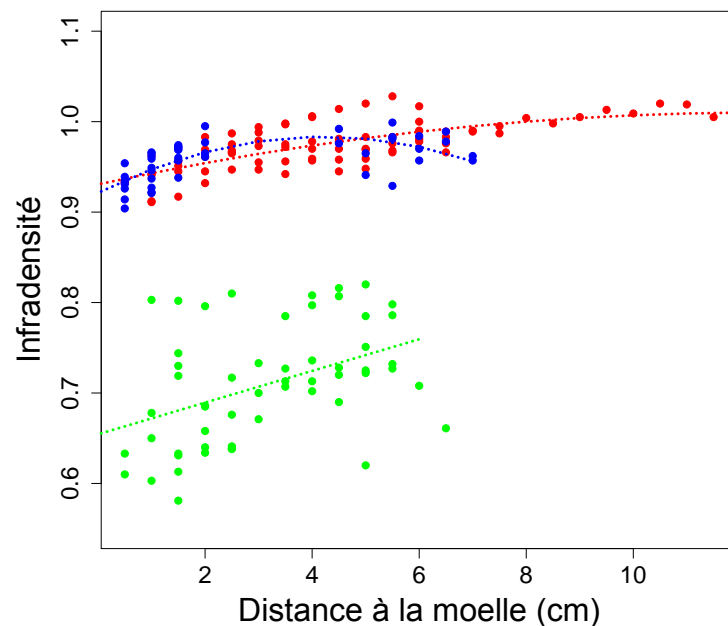


Figure 54 : Variations radiales chez *Bocoa prouacensis*, *Zygia tetragona* et *Eperua grandiflora*.

Le jeu de données est composé uniquement de données d'ID d'aubier provenant des petits et des plus gros arbres. Modèles polynomiaux chez *Bocoa* (rouge) ($ID = 0.013 * Dist - 5 \cdot 10^{-3} * Dist^2 + 0.93$,

$R^2=0.53$) et *Zygia* (bleu) ($ID = 0.029*Dist - 3*10^{-3}*Dist^2 + 0.92$, $R^2=0.42$) et modèle linéaire simple chez *Eperua grandilora* (vert) ($ID = 0.017*Dist + 0.65$, $R^2 = 0.18$).

Les essences duraminisées : modélisation de l'infradensité corrigée

La Figure 55 et la table en (Annexe 7) présentent les résultats des modélisations de l'IDc chez *Dicorynia*, *Peltogyne* et *Eperua falcata*.

Chez *Dicorynia*, un modèle polynomial complet a été sélectionné. Néanmoins, les diverses formes des ajustements (Figure 55) confirment la variabilité (présenté dans le chapitre II) du profil chez cette essence. Les individus présentent tous une augmentation de l'IDc du cœur vers l'écorce, mais avec des types de profil différents (i.e. linéaire, curviligne concave ou convexe). Pour les sections prélevées à 4 m, le profil n'est pas monotone, on observe une légère diminution puis une augmentation de l'IDc en direction de l'écorce.

A la différence de *Dicorynia*, chez *Peltogyne* un modèle polynomial plus simple, n'incluant pas d'effet individuel et d'effet du rayon sur l'intercept a été sélectionné. Le profil à la base n'est pas monotone, avec une IDc qui diminue, puis ré-augmente le long du rayon, alors qu'à 4m, il est clairement croissant et monotone. Comme chez le genre *Parkia*, on dénote une inversion du profil d'ID dans la couronne, avec une IDc plus forte à cœur qu'en périphérie. Néanmoins, à la différence du genre *Parkia*, l'ID de la couronne est clairement plus faible que celle du tronc.

Chez *Eperua falcata* (Figure 55), le même modèle que chez *Peltogyne* a été sélectionné, mais dans sa forme linéaire. Chez deux individus, le profil est croissant depuis la moelle vers l'extérieur avec une ID plus forte à la base de l'arbre. Un autre arbre montre un profil décroissant du cœur vers l'écorce excepté sur un rayon de la rondelle prélevée à la base.

Pour les espèces représentées par un seul individu, nous avons ajusté les mêmes types de modèles n'incluant pas d'effets individuels (Annexe 7). L'évolution de l'IDc sur le rayon est bien décrite par un modèle linéaire sans effet du rayon de mesure sur l'intercept chez *Vouacapoua* (Annexe 7). Chez cette espèce l'augmentation de l'IDc sur le rayon est assez faible pour les rondelles prélevées en bas du tronc, alors qu'elle est beaucoup plus forte dans les parties plus hautes de l'arbre malgré une IDc plus faible (Annexe 7).

Chez *Enterolobium*, un modèle polynomial sans effet du rayon sur l'intercept, et sans effet du rayon et de la hauteur de coupe sur le terme au carré décrit au mieux l'ID sur le rayon. Malgré une ID plus faible à 4m, les profils d'ID à la base du tronc sont très similaires. Néanmoins sous la fourche, le profil semble non-monotone. A ce niveau, la densité décroît, puis augmente en direction de la périphérie malgré une variation d'ID très faible.

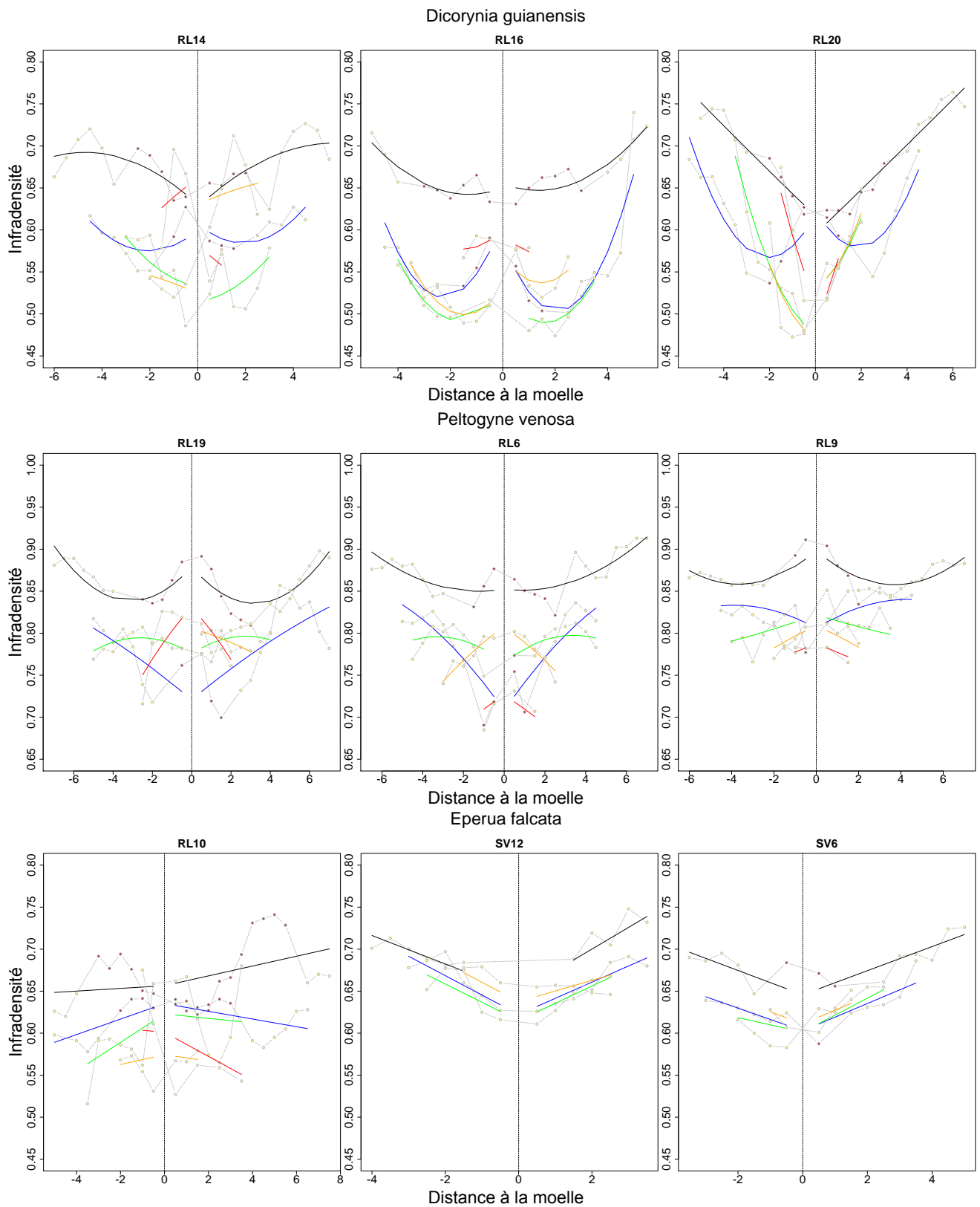


Figure 55 : Modélisation de l'IDc chez *Dicorynia guianensis*, *Peltogyne venosa* et *Eperua falcata*.
 Les droites de régressions correspondent respectivement aux ajustements du modèle polynomial complet, du mp4 et du mp2 (Annexe 7) pour les différents rayons et hauteurs de mesures. 50cm, noir ; 4m, bleu ; sous-fourche, vert, mi-couronne, orange ; rouge, haut-couronne.

Partitionnement de la variance intra- spécifique

L'établissement d'un modèle sans effet fixe a permis de partitionner la variance en fonction des différents niveaux de mesure par espèce (Figure 56). Pour les espèces représentées par un seul individu, la variance a été partitionnée à l'échelle individuelle.

D'un point de vue général, la variation attribuée à l'individu est négligeable (très proche de 0%) excepté chez *Inga* où elle atteint 26%. La hauteur est généralement un facteur expliquant une grande part de la variation rencontrée à l'échelle spécifique (30 à 60 %), malgré une part très faible attribuée à la hauteur chez *Inga*. A l'autre extrême, 78% de la variation sont expliqués par la hauteur chez *Tachigali*. La part de variation expliquée par le rayon de mesure est généralement négligeable, excepté chez *Tachigali*, *Inga* et *Dicorynia* chez qui, elle représente respectivement 5.3, 4.9 et 7.3 %. La variation expliquée à l'intérieur du rayon de mesures est également très importante, de 16.3% chez *Tachigali* à 65% chez *Inga stipularis*. Chez toutes les espèces échantillonnées, la variation liée à la hauteur et à l'intérieur du rayon permet d'expliquer au minimum 70% de la variation de l'ID à l'échelle spécifique.

Le partitionnement de la variance chez les essences représentées par un seul individu fournit des résultats similaires aux précédents avec 34 à 57% de la variation expliquée par la hauteur et de 42 à 65% expliquée par la variation intra-rayon.

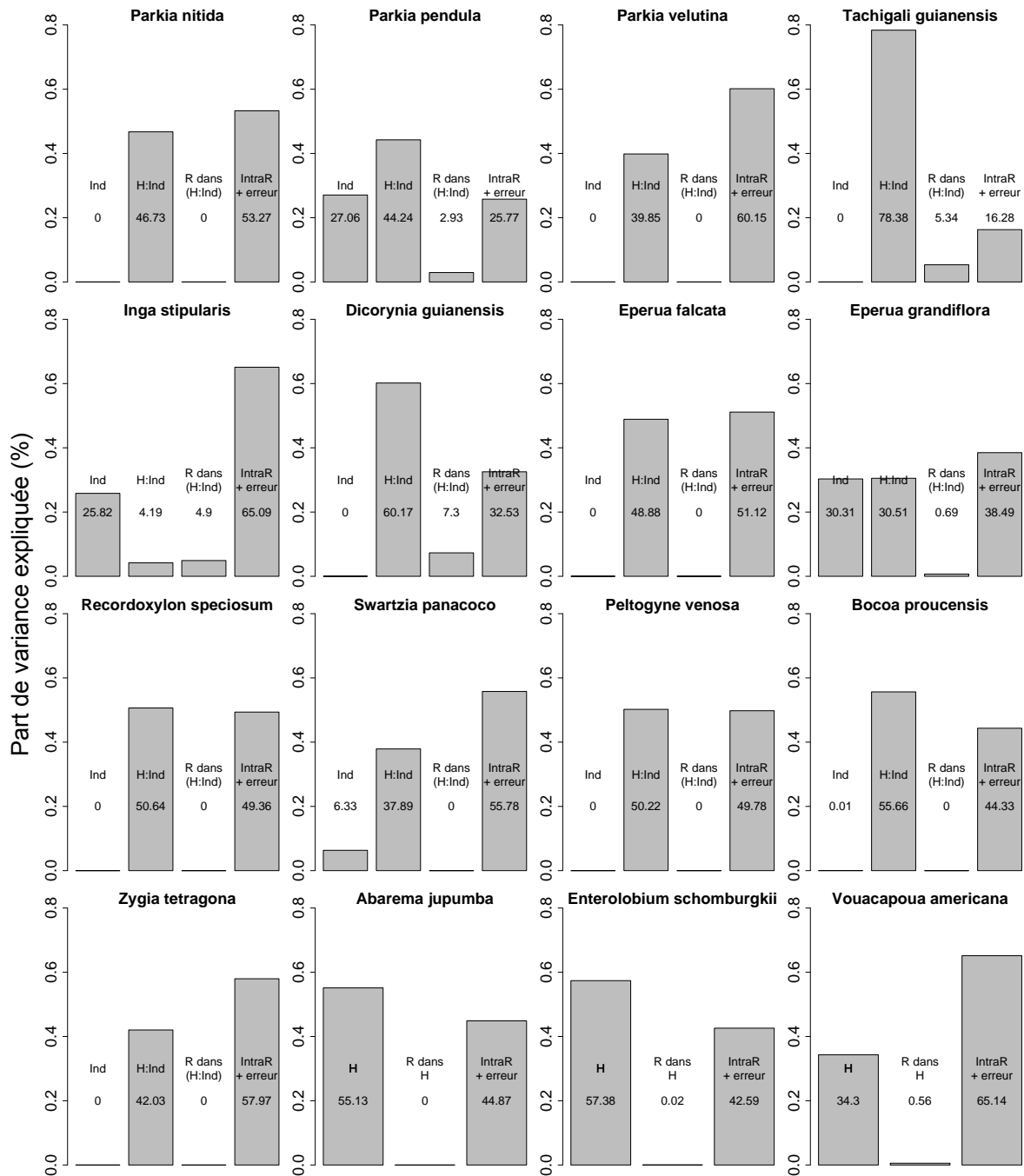


Figure 56 : Partitionnement de la variance de l'ID chez les espèces échantillonnées.

Les proportions de variance expliquée par chaque facteur (Ind, individu ; H : Ind, hauteur dans individu ; R dans (H :Ind), rayon dans hauteur ; IntraR+ erreur, Intra-rayon + erreur de mesure) sont mentionnées. Lorsqu'il n'y a qu'un seul arbre échantillonné par espèce, le facteur 'Individu' a été supprimé.

h. Partitionnement de la variance inter spécifique

Lorsque la variance est partitionnée à l'échelle interspécifique, l'espèce explique 84% de la variation de l'ID. La part de variation attribuée à l'individu et au rayon de mesure est quasi nulle (~0%), tandis que la variation attribué à la hauteur ou le long du rayon représente environ 8% chacun (Figure 57).

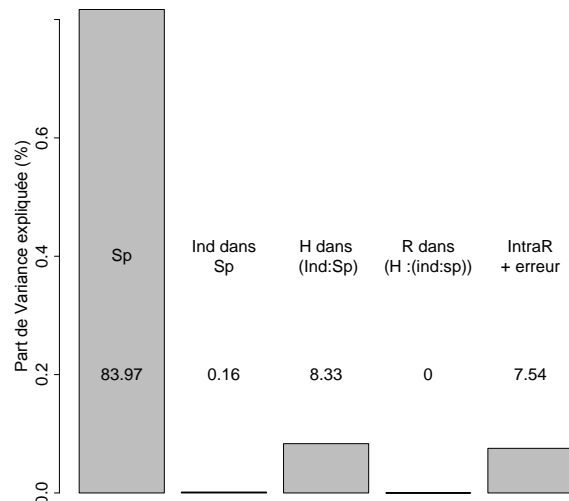


Figure 57 : Partitionnement de la variance de l'ID à l'échelle interspécifique. Les espèces représentées par un seul individu n'ont pas été incluses.

2. Variations d'ID et répartition sur le gradient héliophile-sciaphile

a. Lien entre combinaisons de variations radiales-verticales et degré d'héliophilie

Les essences les plus héliophiles présentent une augmentation radiale et verticale de l'ID (on notera la position d'outlier d'*Inga stipularis*), alors que les essences les plus sciaphiles ne présentent pas de variation sur le rayon, mais une diminution avec la hauteur. Les essences présentant à la fois une augmentation sur le rayon et une diminution avec la hauteur occupent une position intermédiaire (Figure 58).

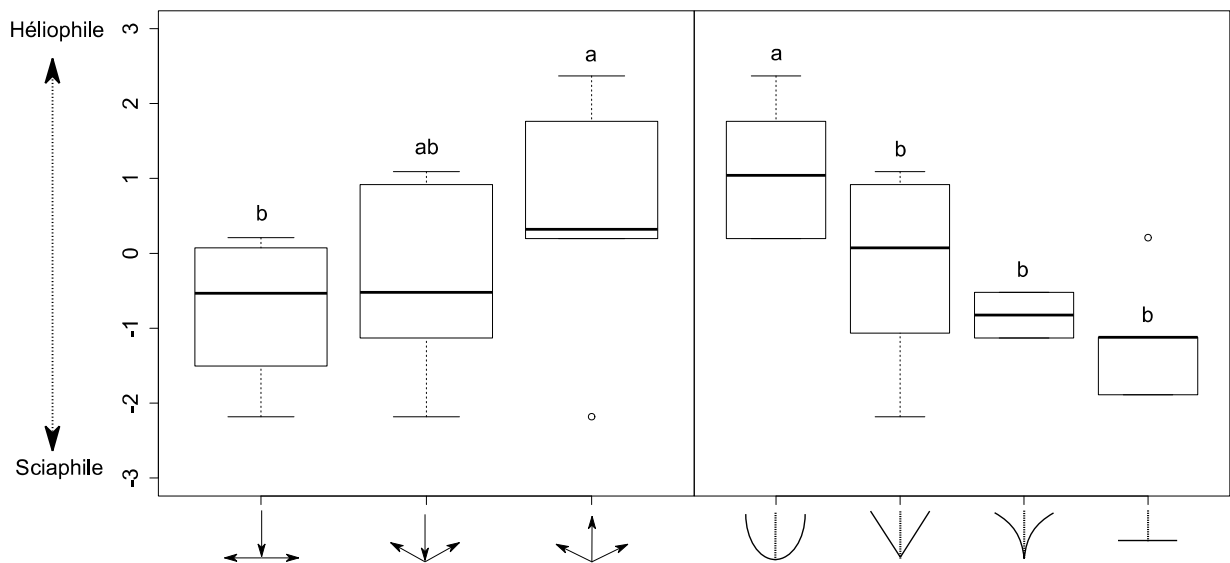


Figure 58 : Lien entre combinaisons de variations d'ID/type de profil et degré d'héliophilie. (Test de Kruskal-Wallis $\chi^2 = 7.44$, ddl = 2, p-v = 0.02 et $\chi^2 = 13.98$, ddl = 3, p-v = 0.002).

b. Lien entre profil de variations radiales et degré d'héliophilie :

Les essences à profil en 'U' sont significativement plus 'héliophiles' que les autres essences. Les essences présentant d'autres types de profils n'occupent pas de places significativement différentes entre elles. Malgré cela, on observe une tendance à la sciaphilie de plus en plus prononcée des profils en 'V' jusqu'au profil plat en passant par le profil en 'V incurvé' (Figure 58).

3. Variation intra- et inter-spécifique du module spécifique (E/p)

Les espèces échantillonnées couvrent une large gamme de module spécifique (E/p) (7.14 à 35.1 GPa, moyenne 21.5 GPa) (Figure 59). *Inga* et *Bocoa* sont les essences qui présentent le bois à la plus forte rigidité spécifique avec pour moyennes respectives 27.2 et 26.9 GPa, alors que le bois de *Parkia pendula* présente les valeurs les plus faibles avec pour moyenne 11.9 GPa. Néanmoins E/p est variable au sein de la position sur le rayon de bois. Chez de nombreuses essences, E/p dans les 2 cm les plus proches de la moelle est significativement plus faible que dans la zone périphérique (e.g. *Inga*, *Bocoa*, *Eperua*, *Swartzia*, *Dicorynia*, *Parkia*). *Enterolobium* et *Abarema* sont les seules essences à présenter le patron inverse, avec E/p significativement plus fort à cœur. Chez d'autres essences telles que *Vouacapoua*, *Zygia* et *Recodoxylon*, on ne détecte aucune différence significative. Il est intéressant de noter aussi que *Parkia pendula* qui a un développement plagiotrope (modèle de Troll) a aussi un module spécifique significativement inférieur à celui de *P. velutina* qui a un mode de développement orthotrope (modèle de Rauh). De la même manière, *Eperua falcata* qui a un développement plagiotrope (modèle de Troll), a aussi un module spécifique significativement inférieur à celui d'*E. grandiflora* qui a un développement architectural plus érigé.

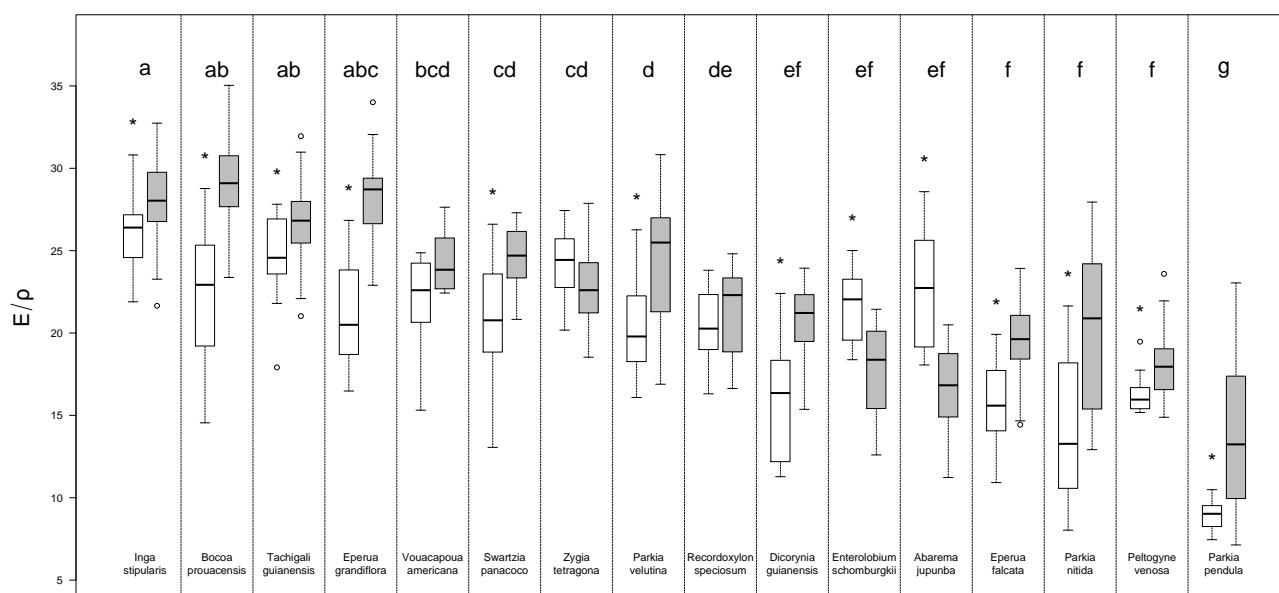


Figure 59 : Variation du module d'élasticité spécifique (E/p) en fonction de l'espèce et de la position radiale.

Les lettres représentent les groupements établis à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif (ref) sans prises en compte de la position dans la tige. Les étoiles correspondent à des différences significatives entre le bois du centre (blanc) et celui de la périphérie (gris).

4. Variation du module d'élasticité spécifique (E/p) le long du rayon

La forme de la relation entre E/p et la position radiale varie en fonction de l'espèce considérée (Figure 60). Chez *Bocoa* et *Swartzia*, la relation est bien décrite par un modèle hyperbolique présentant une première phase d'augmentation forte d' E/p dans les premiers centimètres après la moelle suivie par une phase de stabilisation. Chez *Dicorynia*, *Recodoxylon*, *Inga* et le genre *Eperua*, un modèle hyperbolique ajuste également bien les données. Cependant chez ces espèces, la phase d'augmentation d' E/p est effective sur une plus grande distance par rapport à la moelle. Chez *Vouacapoua*, *Peltogyne*, *Parkia velutina* et un individu de l'espèce *Parkia nitida*, la relation est mieux décrite par une droite, suggérant une augmentation de E/p proportionnelle à la distance à la

moelle. Néanmoins chez *Voucapoua*, l'ajustement d'une régression locale suggère une augmentation rapide d'E/ρ dans les premiers centimètres après la moelle plutôt qu'une augmentation proportionnelle à la distance, ce qui rapproche finalement le profil de cette espèce à celui de *Recordoxylon*. Chez *Zygia*, *Enterolobium* et *Abarema*, une droite décroissante ajuste au mieux les données. Cependant chez les deux dernières espèces citées, la régression locale suggère une première phase brève d'augmentation d'E/ρ puis une diminution.

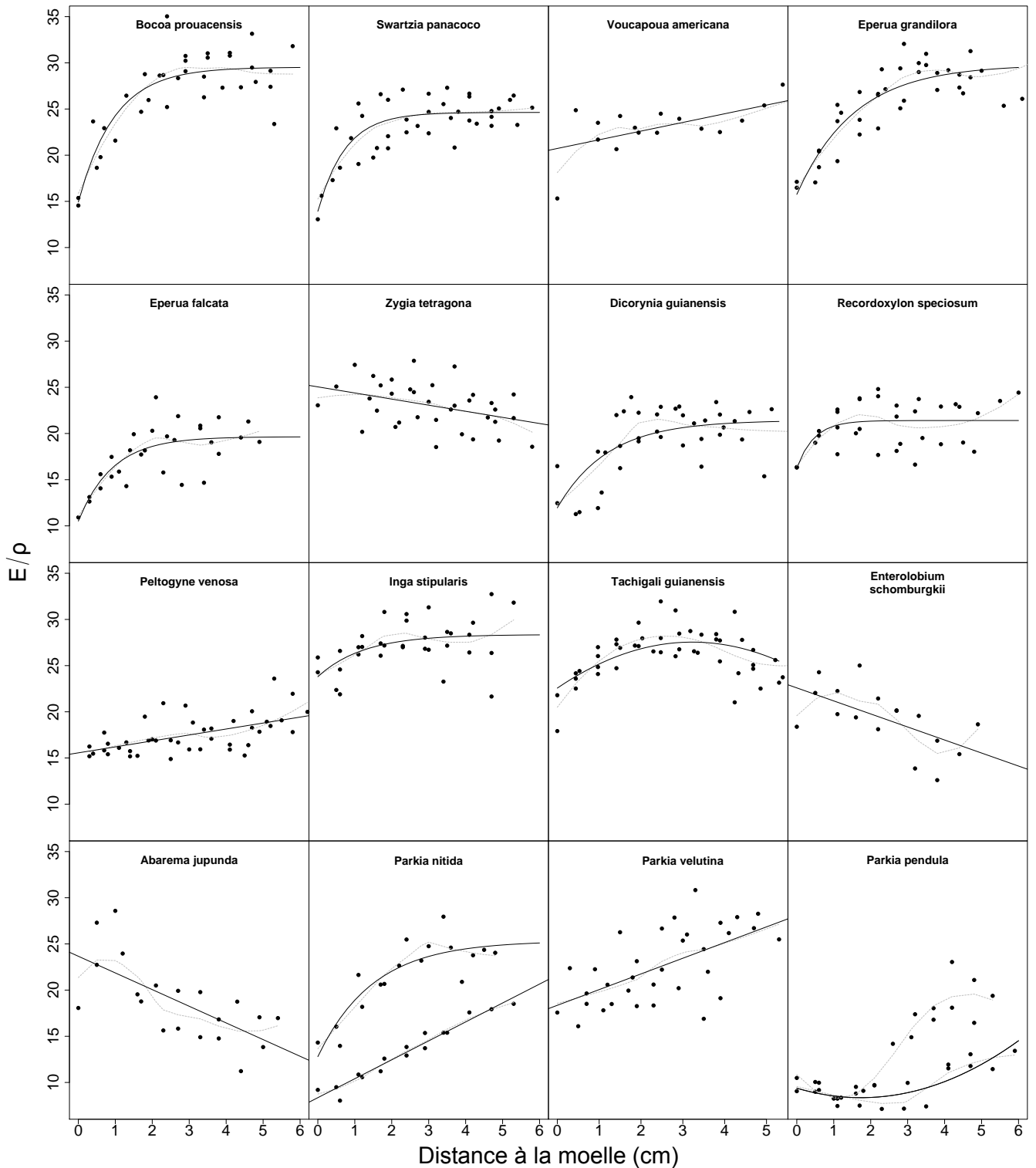


Figure 60 : Variation radiale du module d'élasticité spécifique (E/ρ) à l'échelle spécifique. Les droites et courbes de régression représentent les meilleurs ajustements. Des modèles linéaires, polynomiaux et hyperboliques ont été testés. Les courbes grises en pointillés sont issues de régressions

locales et permettent de visualiser les variations non prises en compte par les régressions classiques. Lorsque les différents individus de la même espèce présentaient des profils distincts, ces derniers ont été ajustés séparément.

5. Lien entre module d'élasticité spécifique (E/ρ) et héliophilie

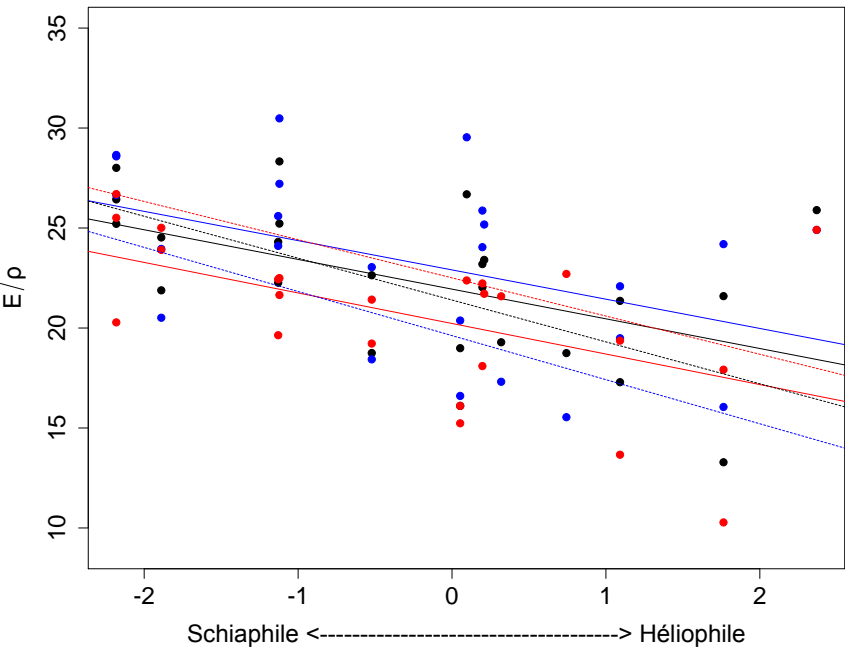


Figure 61 : Régressions linéaires entre les variables liées à (E/ρ) et le degré d'héliophilie. Moyenne du module spécifique ($\mu E/\rho$) en noir, moyenne du module spécifique en périphérie ($\mu E/\rho_{New}$) en bleu et moyenne du module à cœur $\mu E/\rho_{Old}$ en rouge. Les mêmes régressions n'incluant pas *Inga stipularis* sont représentées par les tirets. Voir Table 17.

On observe une relation négative entre le degré d'héliophilie et $\mu E/\rho$, $\mu E/\rho_{New}$, $\mu E/\rho_{Old}$ (Figure 61, Table 17). Les pentes des 3 régressions sont similaires, mais différent par leur intercepts. Le gradient radial de E/ρ ($(\mu E/\rho_{New})/(\mu E/\rho_{Old})$) n'est cependant pas expliqué par le degré d'héliophilie (Table 17).

Etant donnée la position originale d'*Inga stipularis*, les régressions ont également été conduites sans cette espèce et sont meilleures. Avec ou sans *Inga stipularis*, le degré d'héliophilie explique mieux $\mu E/\rho$ et $\mu E/\rho_{Old}$ (Table 17) que $\mu E/\rho_{New}$, suggérant que plus une espèce tend vers l'héliophilie, plus les variables liées à E/ρ sont faibles, avec cependant un effet moindre sur $\mu E/\rho_{New}$ et $\mu E/\rho_{Old}$.

Table 17 : Modèles linéaires prédisant les variables liées à E/ρ en fonction du degré d'héliophilie avec et sans *Inga stipularis*.

$\mu E/\rho$, $\mu E/\rho_{New}$, $\mu E/\rho_{Old}$, module d'élasticité spécifique moyen de la section, en périphérie et à cœur respectivement ; $(\mu E/\rho_{New})/(\mu E/\rho_{Old})$, ratio des module moyen en périphérie et à cœur
Inter. Intercept ; p-v., p-value ; Sig., Significativité ('***' $P \leq 0,001$, '**' $P \leq 0,01$, '*' $P \leq 0,05$, ' ' , $P > 0,05$).

	Avec <i>Inga stipularis</i>					Sans <i>Inga stipularis</i>				
Var prédite	Inter	Pente	R ²	p-v.	Sig	Inter	Pente	R ²	p-v.	Sig
$\mu E/\rho$	21,94	-1,48	0,26	<0,05	*	21,40	-2,09	0,45	<0,001	***
$\mu E/\rho_{New}$	22,91	-1,46	0,20	<0,05	*	22,51	-1,91	0,28	<0,01	**
$\mu E/\rho_{Old}$	20,23	-1,53	0,27	<0,01	**	19,62	-2,20	0,49	<0,001	***
$(\mu E/\rho_{New})/(\mu E/\rho_{Old})$	1,16	0,03	0,03	0,44		1,17	0,05	0,07	0,24	

Les différentes essences se sont vues attribuées un type de profil de E/ρ (variable qualitative à 3 états : croissant, décroissant et asymptotique) en fonction des régressions de la Figure 60. Néanmoins, il existe aucune relation entre le type de profil de E/ρ et le degré d'héliophilie (Test de Kruskal-Wallis $\chi = 4.09$, ddl = 2, p-v = 0.1296).

6. Durabilité

a. Test des effets liés au bac

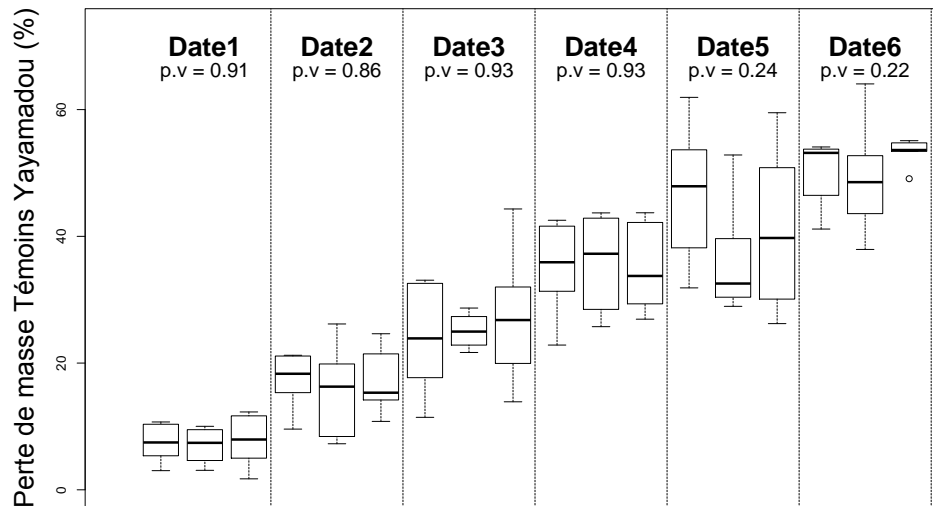


Figure 62 : Test de potentiels effets liés au bac de mesure sur la perte de masse des éprouvettes témoins.

Le graphique présente les résultats d'un test de Kruskal-Wallis entre les 3 bacs de réplifications utilisés par date de récolte.

Aucun effet lié au bac de mesure n'a été détecté par l'analyse de la dégradation des éprouvettes témoins (Figure 62). Ainsi la mesure de la dégradation des éprouvettes testées est considérée sans biais liés au bac.

b. Variabilité de la durabilité naturelle en fonction de l'espèce et du type de bois

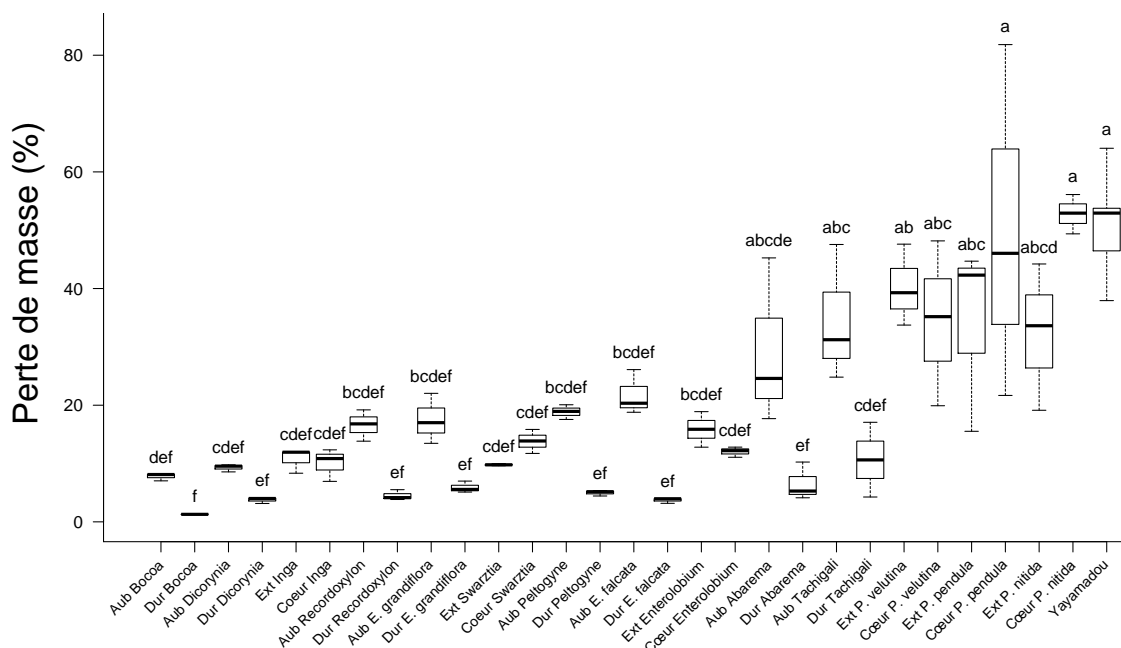


Figure 63 : Perte de masse après 6 mois de dégradation.

Les groupements sont issues d'un teste de Tukey. Aub : aubier, Dur : duramen, Ext : aubier des bois clairs, Cœur : duramen des bois clairs.

Les mesures de perte de masse présentent une grande variabilité en fonction de l'espèce et du type de bois. La perte de masse varie de 1.3% en moyenne, chez le duramen de *Bocoa*, à 52.8% dans le duramen de *Parkia nitida*. Les éprouvettes témoins de Yayamadou présentent une perte de masse moyenne de 50.8%. Les essences présentant un duramen coloré ont un aubier moins durable que le duramen (*Bocoa*, *Dicorynia*, *Eperua*, etc ...) (Figure 63 et Table 18). Au sein de ces essences on dénote cependant de fortes différences de perte de masse entre l'aubier et le duramen, avec plus de 20% d'écart chez *Tachigali* et *Abarema*, entre 10 et 20% d'écart chez *Eperua*, *Peltogyne*, *Recordoxylon*, et entre 5 et 10% chez *Bocoa*, *Vouacapoua* et *Dicorynia*. Chez les essences ne présentant pas de duramen coloré, l'aubier est légèrement moins durable chez *Parkia velutina* et *Enterolobium schomburgkii* avec respectivement 5.8 et 3.8% d'écarts. Chez *Inga*, l'aubier et le duramen présentent la même perte de masse (environ 10%). *Swartzia*, *Parkia nitida* et *P. pendula*, sont les seules essences à présenter un duramen moins durable que l'aubier (Table 18). Néanmoins, *Swartzia* et *Enterolobium* sont connues pour présenter un duramen coloré, mais absent dans notre échantillonnage en raison de la petite taille des arbres. Les duramens de ces deux essences présentent des pertes de masse respectives de 1.7 et 4.7% d'après la base de données du Cirad, qui sont plus faibles que celles de l'aubier de 8.1 et 11.1 % respectivement. Il n'y a pas de données existantes au sujet du duramen de *Zygia*, mais son aubier présente une perte de masse de 6% (Base de données du Cirad). L'étude de la cinétique de la dégradation des bois de chaque type et de chaque espèce est également disponible en (Annexe II).

Table 18 : Perte de masse moyenne de l'aubier et du duramen et différences de perte de masse entre ces deux tissus.

Les espèces sont ordonnées par différence de perte de masse décroissante. (*) : données issues de la base de données du Cirad.

Taxon	Perte de masse moyenne de l'Aubier	Perte de masse moyenne du Duramen	Différence de perte de masse moyenne entre Aubier et Duramen	Duramen coloré
<i>Tachigali guianensis</i>	34,53	10,65	23,88	*
<i>Abarema jupunba</i>	29,18	6,56	22,63	*
<i>Eperua falcata</i>	21,75	3,71	18,03	*
<i>Peltogyne venosa</i>	18,86	4,99	13,87	*
<i>Recordoxylon speciosum</i>	16,61	4,50	12,11	*
<i>Eperua grandiflora</i>	17,50	5,89	11,61	*
<i>Vouacapoua americana</i>	16,60*	5,60*	9,0	*
<i>Bocoa prouacensis</i>	7,78	1,32	6,46	*
<i>Parkia velutina</i>	40,21	34,42	5,79	*
<i>Dicorynia guianensis</i>	9,30	3,77	5,53	*
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	15,86	12,03 (4.74*)	3,83 (11,12*)	(*)
<i>Inga stipularis</i>	10,77	10,04	0,73	
<i>Swartzia panacoco</i>	9,79	13,82 (1,68*)	-4,02 (8,1*)	(*)
<i>Parkia pendula</i>	34,17	49,84	-15,67	
<i>Parkia nitida</i>	32,32	52,81	-20,49	
<i>Virola surinamensis</i> (Yaya)	50,77	-	-	
<i>Zygia tetragona</i>	5,99*			*

7. Corrélation entre les traits étudiés

La Table 19 présente la corrélation entre les traits étudiés. Le degré d'héliophilie est très corrélé aux variables mettant en jeu l'infradensité et l'élasticité. Plus l'arbre sera héliophile, plus son infradensité (ID) et son module d'élasticité spécifique (E/ρ) seront faibles. La variation d' E/ρ n'est pas corrélée à l'héliophilie, alors que cette dernière est bien corrélée à la variation d'ID. La perte de masse de l'aubier est également positivement corrélée à l'héliophilie. Étonnamment, l'héliophilie n'est pas corrélée à la perte de masse du duramen. Mais la corrélation a également été effectuée en retirant *Inga stipularis*, et cette fois-ci, elle s'avère significative (Corrélation de Spearman, $\rho=0.68$, $S=86$, $p.v. = 0.01$).

D'un point de vue général, les variables affiliées à la durabilité du bois sont très bien corrélées avec les variables affiliés à l'ID. La perte de masse du duramen comme de l'aubier est fortement négativement corrélée à l'ID moyenne, à cœur et sous-écorce. La perte de masse du duramen est cependant positivement corrélée au gradient d'ID dans l'arbre (Corrélation de Spearman, $\rho > 0.79$, $p.v < 0.001$) alors que les relations entre ces variables et la perte de masse de l'aubier ne sont pas significatives (Corrélation de Spearman, $\rho < 0.63$, $p.v > 0.05$).

Les variables structurelles simples (H; DBH, H/D) corrént peu avec les autres variables. Néanmoins, on dénote une corrélation négative entre H et H/D avec le gradient vertical d'ID (μ_{OldR3}/μ_{OldR1}), suggérant que plus l'arbre est grand et élancé, plus la variation verticale d'ID sera faible. H et DBH sont également marginalement négativement corrélés avec la perte de masse du duramen.

L'analyse des relations entre les variables du même groupe révèle que toutes les variables liées à l'ID sont fortement corrélées entre elles. Les fortes ID à cœur, sous écorce ou moyennes impliquent de faibles variations radiales et verticales d'ID. Dans le cas d' E/ρ , le constat est quelque peu différent. E/ρ à cœur corréle bien avec le gradient radial d' E/ρ , alors qu'il n'est pas corrélé avec E/ρ sous écorce, suggérant qu'un fort gradient d' E/ρ le long du rayon est la conséquence d'un très faible E/ρ à cœur indépendamment de la valeur d' E/ρ sous-écorce.

Table 19 : Table des corrélations de Spearman des traits mesurés.
('***' P ≤ 0,001, '**' P ≤ 0,01, '*' P ≤ 0,05, ' ' P > 0,05).

Infradensité				Module d'élasticité spécifique E/ρ				Durabilité		Structure						
μOldc	μNewc	μNewc/μOldc	μOldR3/μOldR1	μ	μOld	μNew	μNew/μOld	PMA	PMD	H	DBH	H/D	SLA	Héliophilie		
0,98***	0,94***	-0,69***	-0,7***	0,39*	0,41*	0,29	-0,32.	-0,82***	-0,78***	0,18	0,11	0,17	0,05	-0,72***	μ	Infradensité
	0,95***	-0,75***	-0,77***	0,31	0,37.	0,19	-0,37*	-0,82***	-0,83***	0,16	0,1	0,16	0,08	-0,69***	μOldc	
		-0,56***	-0,69***	0,37.	0,43*	0,25	-0,38*	-0,86***	-0,78***	0,1	0,16	0,05	-0,08	-0,72***	μNewc	
			0,8***	-0,23	-0,3	-0,12	0,33.	0,43	0,79***	-0,12	0,07	-0,2	-0,14	0,48**	μNewc/μOldc	
				-0,28	-0,31.	-0,18	0,3	0,63.	0,89***	-0,32*	-0,05	-0,38*	-0,23	0,48**	μOldR3/μOldR1	Module d'élasticité spécifique E/ρ
								0,89***								
								0,89***								
								0,89***								
								0,89***								Durabilité
								0,89***								
								0,89***								
								0,89***								
								0,89***								Structure
								0,89***								
								0,89***								
								0,89***								

IV. Discussion

8. Les gradients de densité dans l'arbre et le lien avec le tempérament de l'espèce

a. Diversité du profil radial la base de l'arbre

Ce travail permet de mettre en avant 4 types de profil de variation d'ID à la base de l'arbre :

- Un profil croissant curviligne convexe (e.g. *Parkia*)
- Un profil croissant linéaire (e.g. *Inga*, *Dicorynia*, *Eperua*, *Vouacapoua*)
- Un profil croissant curviligne concave (e.g. *Swartzia*, *Recordoxylon*)
- Un profil croissant curviligne concave présentant très peu de variation pouvant être assimilé à un profil plat. (e.g. *Zygia*)

Le premier constat est qu'aucun profil radial décroissant à la base de l'arbre n'a été observé dans notre échantillonnage, après un effort de prise en compte de la duraminisation par le calcul d'une infradensité corrigée ou l'étude de très jeunes arbres peu ou pas duraminisés. Ce premier résultat est donc en désaccord avec la classification de Woodcock & Shier (2002) et les observations de (Osazuwa-Peters *et al.*, 2014author-year) qui avancent que les essences de fin de succession présentent un profil de variation décroissant le long du rayon. La faible diversité étudiée ici ne permet pas d'affirmer que les espèces de fin de succession ne présentent jamais de profil décroissant, mais permet cependant de confirmer par des preuves tangibles que le duramen est une potentielle source d'interprétation erronée, si non pris en compte dans l'étude d'un profil radial de densité. La suite de la discussion à ce sujet traitera des variations radiales d'ID corrigée dans le cas d'essences à duramen coloré.

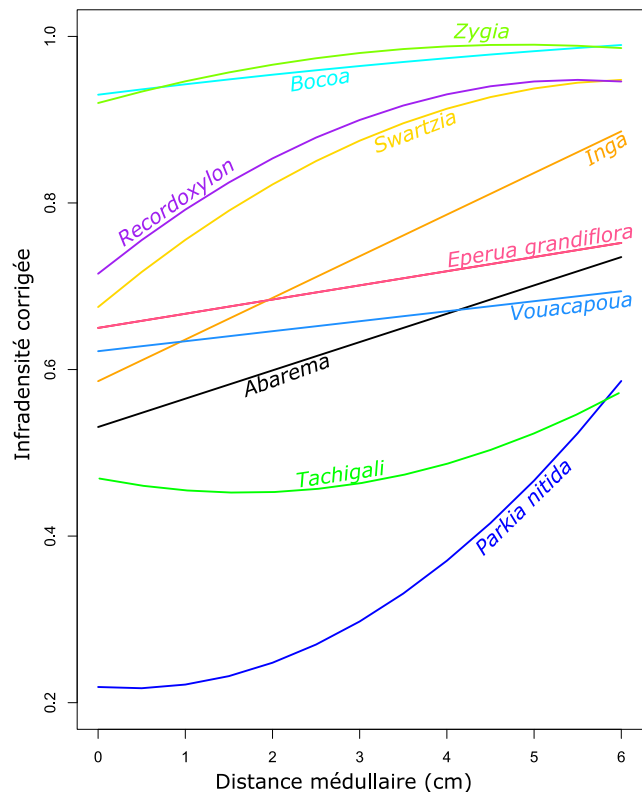


Figure 64 : Les différents profils radiaux spécifiques d'infradensité observés à la base des arbres.

Le profil croissant curviligne concave que l'on retrouve chez les *Parkia* et *Tachigali* (Figure 64) a été observé pour la première fois chez *Schizolobium parahyba* (Williamson *et al.*, 2012), une légumineuse utilisée pour la restauration des sols au Brésil. Williamson *et al.* (2012) établirent un lien entre la stratégie de développement monopodial de la plante et son profil de densité. *Schizolobium* comme *Parkia nitida* et *P. velutina* s'installent dans la canopée à la suite d'une grande phase de croissance en hauteur monopodiale du tronc. La couronne par contre se développe par une succession de sympodes. Ce profil de densité décrit un scénario de croissance chez des plantes qui vont allouer une densité faible dans le tronc au profit d'une croissance en hauteur très rapide de 1 à 2m par an chez *P. velutina* (Nicolini, comm. Pers.). L'augmentation forte de l'ID après ce premier stade de croissance en hauteur (1) coïnciderait avec l'installation de la plante dans la canopée et le développement de sa couronne et (2) permettrait d'éviter les risques de cassure en renforçant la zone périphérique du tronc. Ce profil est également celui qui enregistre les plus gros écarts de densité entre le cœur et la périphérie (Figure 64). Chez *Parkia nitida*, la densité est 2.25 fois plus forte sous-écorce qu'à cœur (Table 15). Une étude en cours (Morel & Lehnbach, En préparation) montre que la densité triple du cœur vers l'écorce chez des individus plus âgés de l'espèce *Parkia velutina*. Williamson *et al.* (2012) ont également enregistré une densité sous-écorce 3 fois supérieure à celle du cœur chez *Schizolobium parahyba*. L'augmentation de densité du cœur vers l'écorce n'est pas si forte chez *Tachigali guianensis* (1.2, Table 15, Figure 64). Pourtant, cette essence est considérée ici comme l'essence la plus héliophile, alors que les espèces du genre *Parkia* occupent plutôt des places intermédiaires sur le continuum héliophiles-sciaphiles (Figure 42). (1) La forte augmentation de densité sur le rayon, ainsi que (2) leurs positions intermédiaires, poussent à considérer les représentants du genre *Parkia* comme des pionnières ou héliophiles longévives à la différence de *Tachigali guianensis* considéré comme héliophile stricte.

Il convient également de noter qu'*Enterolobium* répond également à ce type de profil de variations. Néanmoins, le cas d'*Enterolobium* diffère de *Tachigali* et *Parkia* par deux aspects : (1) une densité moyenne plus importante (~0.6, Table 15) et (2) une phase de croissance à densité faible très courte (Annexe 6) rapprochant le profil de variation de cette espèce d'un profil linéaire croissant. Ces deux aspects, ainsi qu'une durabilité naturelle assez bonne, rapprocherait *Enterolobium* de certaines essences dites « paradoxales » (Bossu, 2015), cumulant fort taux de croissance et propriétés technologiques intéressantes.

Le profil linéaire croissant est représenté par des espèces présentant une ID corrigée moyenne comprise entre 0.6 et 0.8 : *Dicorynia* (1 arbre), le genre *Eperua*, *Inga stipularis*, *Vouacapoua americana* et *Abarema jupunba* (Figure 64). Ces essences occupent des positions positives sur le gradient d'héliophilie moins extrêmes que *Parkia nitida* et *Tachigali*. On considèrera ces espèces comme des essences hémi-tolérantes à tolérantes, excepté *Inga stipularis* qui occupe la position la plus sciaphile des espèces échantillonnées. Le profil linéaire croissant, d'abord décrit chez des pionnières tropicales, permet de fortes variations de densité du cœur vers l'écorce (Wiemann & Williamson, 1988; Wiemann & Williamson, 1989b). Ici, ce profil ne décrit pas spécialement des plantes pionnières et est à l'origine de gamme de variation plus ou moins marquées : allant de 0.6 à 0.7 chez *Abarema* et *Inga stipularis*, ou très proche de 0.7 chez *Eperua*, *Vouacapoua*. Dans de moindres mesures que le profil curvilinéaire concave, l'augmentation linéaire de l'ID le long du rayon peut être perçue comme correspondant à une stratégie d'allocation permettant d'abord une phase de

croissance en hauteur importante qui va graduellement perdre de son intensité au profit d'une densité plus forte en périphérie du tronc permettant le soutien mécanique de la couronne en développement. Il convient d'insister sur la différence entre le profil linéaire et curviligne, ce dernier suggérant deux phases bien distinctes se succédant dans le temps : (1) croissance en hauteur forte avec bois de faible densité, puis (2) pérennisation de la stature mécanique de l'arbre par augmentation plus forte de la densité sur le rayon. Le profil linéaire ne suggère pas deux phases distinctes, mais plutôt l'opération d'un changement graduel au cours du développement. Il faut cependant noter deux comportements, l'un à fort gradient (*Dicorynia*, *Abarema*, *Inga*, Figure 64), l'autre à gradient plus faible (*Eperua*, *Vouacapoua*). Les espèces des genres *Swartzia*, *Recordoxylon*, *Bocoa* et *Zygia* sont les représentants du troisième type de profil de variation d'ID le long du rayon : le patron curviligne convexe (Figure 64). *Swartzia* et *Recordoxylon* ont des profils très similaires pour lesquels, la densité augmente très vite dès que l'on s'écarte de la moelle, puis se stabilise en périphérie de la section (Figure 64). Contrairement au profil linéaire, on peut imaginer une croissance en hauteur relativement lente dans un premier temps laissant à la plante l'opportunité de former en même temps un bois de plus en plus dense. Au cours de sa thèse, Julie Bossu a identifié un point de rupture dans l'évolution de la densité le long du rayon chez une Moraceae, *Bagassa guianensis*, qu'elle a pu mettre en relation avec l'initiation du développement de la couronne (Bossu, 2015). La stabilisation de la densité en périphérie de la section chez *Swartzia* et *Recordoxylon* pourrait alors être perçue comme une réponse au développement de la couronne de l'arbre.

Chez *Bocoa* et *Zygia*, le type de variation est identique, mais la gamme de variation enregistrée est très faible (Figure 64). On peut donc considérer les profils de ces essences comme quasiment invariant sur le rayon de la section. Les 4 essences citées précédemment occupent une position de sciaphile (Figure 42). Il est intéressant de constater que les deux essences pour lesquelles, la densité ne varie quasiment pas sur le rayon, sont les deux essences de ce groupe les plus sciaphiles (i.e. *Zygia* et *Bocoa*).

On peut facilement imaginer un scénario de transformation du type de profil radial d'ID en réponse à un degré de tolérance à l'ombre croissant (Figure 65), représenté par les 4 types de profils décrits précédemment. Le premier degré serait l'apanage des plantes les plus héliophiles qui maximisent leur croissance en hauteur par un investissement faible dans la densité proche de la moelle (Figure 65). Un degré de tolérance à l'ombre supérieur entraînera la linéarisation du profil avec une valeur de densité à cœur plus élevée. Le prochain degré entraînera à son tour une augmentation de la densité à cœur qui évoluera de manière convexe sur le rayon jusqu'à atteindre une valeur de densité stable. Pour finir, un dernier degré de tolérance à l'ombre acquis augmenterait à nouveau la densité à cœur et engendrerait un profil quasi constant.

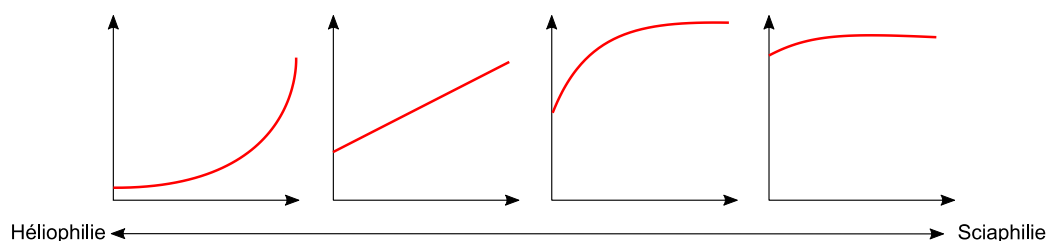


Figure 65 : Evolution du type de profil radial en fonction du degré d'héliophilie.

b. Variations verticale du profil radial

Même si d'un point de vue général, ils diffèrent par la gamme de variation de densité, les différents types de profil présentés précédemment sont également observés dans les parties plus hautes de l'arbre. Chez les essences de milieu et de fin de succession (e.g. *Swartzia*, *Recordoxylon*, *Eperua*), les profils sont clairement similaires (Annexe 4). Chez *Tachigali*, on observe une densité plus forte à cœur qu'à l'extérieur dans les parties les plus hautes du tronc (i.e. sous la fourche notamment). Cependant, le peu d'éprouvettes qui composent cette forte densité à cœur ne permet pas d'avoir un effet réel sur l'ajustement (Annexe 4). Par contre dans le genre *Parkia*, la densité plus forte à cœur qui tend à décroître en direction de l'écorce (spécialement chez *P. nitida*), entraîne une inversion du patron de variation le long du rayon. Le diamètre des rondelles prélevées dans la couronne des arbres ne permet pas une visualisation aussi claire que dans les rondelles du tronc, néanmoins on constate à nouveau que la densité à cœur est plus forte qu'à l'extérieur.

Cette caractéristique semble être spécialement partagée par des essences héliophiles. L'inversion de patron chez *Parkia* et *Tachigali* semble s'opérer graduellement depuis la base vers le haut du tronc suggérant qu'à l'allongement de la jeune tige qui composera le tronc est associé à une augmentation graduelle de densité dès les premiers cernes mis en place. Cette considération vient relativiser l'hypothèse émise au sujet de ces essences dans le précédent paragraphe, puisqu'avant même que l'arbre présente une fourche un peu développée (précédant le développement de la couronne), l'arbre investit déjà dans une densité plus importante dans la partie centrale et haute du jeune tronc. Cet investissement peut être vu comme une adaptation de la tige permettant une augmentation de la rigidité, une diminution des risques de cassure en prévision du futur établissement de la couronne quelques centimètres plus haut. Les risques de cassure et de fissure étant sans doute plus importants chez des plantes à grosse moelle résultant d'une forte croissance primaire comme c'est le cas chez ces deux espèces.

c. Les combinaisons de variations verticales et radiales

Les types de profils de variation à la base de l'arbre représentent déjà de bons indicateurs du degré d'héliophilie de l'espèce. Mais la prise en compte à la fois de la variation radiale et de la variation verticale apporte des éléments permettant la compréhension de la signification des variations de densité vis-à-vis du tempérament de l'espèce à l'échelle de la plante entière. La Figure 66 résume les variations d'infradensité corrigées, rencontrées dans les diverses dimensions de la plante. L'étude des variations radiales à la base de l'arbre a montré qu'aucune essence échantillonnée ne présente un gradient radial décroissant. De ce fait, on ne peut qu'observer une densité plus forte sous écorce ou similaire (Figure 66). La gamme de variation de densité observée à cœur est large (0.20 à 0.93, moyenne 0.62). Elle devient plus restreinte sous écorce (0.44 à 0.95, moyenne 0.64), confirmant la tendance observée chez 300 espèces provenant du Panama et d'Equateur (Hietz *et al.*, 2013).

Comme démontré précédemment, les essences héliophiles enregistrent les plus fortes variations du cœur vers l'extérieur contrairement aux sciaphiles chez qui, la variation est plus restreinte. La direction des flèches suggère que globalement la densité tend à augmenter en direction de l'écorce. L'étude d'arbres de plus gros diamètres est recommandée pour définir la distribution des densités observées sous écorce. Les variations de densité entre le cœur de la rondelle à la base et celle sous écorce présente un patron général différent.

La densité acquise sous fourche présente une gamme de variation plus grande (0.35 à 0.95, moyenne 0.65), cependant les essences sciaphiles qui présentent une densité moyenne plus faible sous-fourche qu'à la base, font que l'orientation des flèches tend vers la valeur moyenne de densité 0.65.

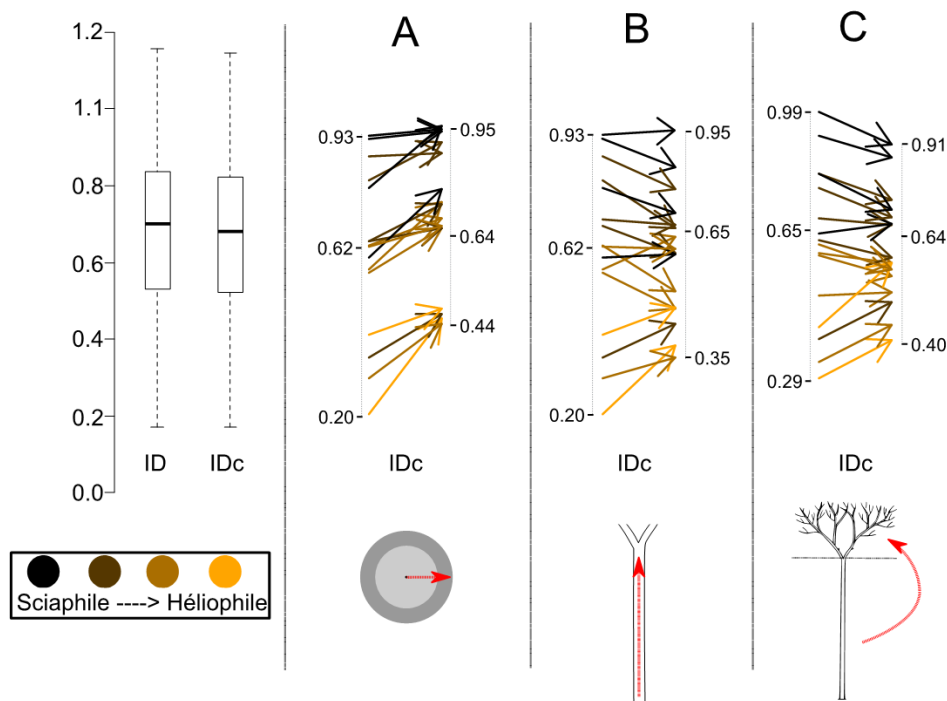


Figure 66 : Variations d'infradensité corrigée dans 3 dimensions de la plante : Variation radiale à la base de l'arbre (A), variation verticale au cœur du tronc (B) et variation entre le tronc et la couronne (C). Les couleurs des flèches représentent le degré d'héliophilie. Les valeurs représentant le minimum, le maximum et la moyenne de chaque distribution d'infradensité observée.

Si l'on compare la densité moyenne du tronc à celle de la couronne, on constate que la gamme de variation de densité est réduite dans la couronne (0.40 à 0.91, moyenne 0.64). La différence entre densité maximale et densité minimale dans la couronne (- 0.51) est égale à la différence entre densité maximale et densité minimale sous l'écorce de la base de l'arbre (- 0.51). Mais la densité sous écorce à la base de l'arbre (de 0.44 à 0.95) reste plus élevée que la densité de la couronne (de 0.4 à 0.91). De cette considération, on peut dégager une tendance générale pour les stades de développement considérés qui sont des stades de jeunesse : quel que soit le degré d'héliophilie de l'arbre considéré, la densité sous-écorce à la base de l'arbre est toujours plus forte que la densité moyenne de la couronne.

Cette considération trouve un sens naturel d'un point de vue mécanique. La sollicitation mécanique engendrée par le poids propre de la couronne sera réduite par une diminution de la densité et donc de la masse du bois de la couronne. Face au vent, à la pluie ou encore à l'arrivée d'une masse supplémentaire dans la couronne (i.e. surcharge due à des plantes épiphytes ou à des animaux), le poids propre déviant de la verticalité de l'arbre entraînera inévitablement des sollicitations en tension à la base de l'arbre qui seront absorbées par un bois de plus forte densité en périphérie.

Même si la gamme de variation de la densité moyenne de la couronne reste relativement importante, la tendance à la décroissance du tronc vers la couronne pour les sciaphiles et la

tendance à l'augmentation pour les héliophiles depuis le tronc vers la couronne suggèrent l'existence d'une convergence de la valeur de densité du bois de la couronne vers une valeur centrale d'environ -0.6-0.7. Il est également possible que la diminution observée ici soit transitoire et en fait, maximisée par la petite taille et/ou le jeune âge des arbres échantillonnés. Pour répondre à cette question, il conviendrait de mesurer la densité du bois dans les parties les plus hautes de grands arbres afin d'estimer la gamme de variation rencontrée chez des arbres parfaitement matures.

d. Reconstruction de la valeur de densité ancestrale des Légumineuses de Guyane

La Figure 67 présente une reconstruction de la valeur de densité ancestrale des Légumineuses de Guyane. La phylogénie, provenant de Baraloto *et al.* (2012), a été restreinte aux essences dont la densité sous écorce a été mesurée lors du projet BRIDGE (<http://www.ecofog.gf/bridge/>). La valeur ancestrale de trait a été estimée par maximum de vraisemblance avec la fonction ace() dans R. La valeur estimée de la densité de l'ancêtre commun des Légumineuses est de 0.698 (nœud le plus extérieur). A mesure que l'on avance dans l'arbre, on constate tout d'abord que les premiers nœuds intermédiaires présentent des valeurs très similaires à celle de l'ancêtre commun excepté pour le clade le plus basal (composé par *Eperua*, *Peltogyne*, *Macrolobium* et *Peltogyne*) chez qui, la densité ancestrale estimée est légèrement plus forte (0.737) et devient encore plus forte chez les *Peltogyne* (-0.85). A l'approche du clade des Mimosoideae, on constate une diminution de la densité (0.613) qui décroît encore plus chez le genre *Parkia*, *Stryphnodendron*, *Abarema* (0.5-0.6). Néanmoins, on constate une nouvelle augmentation de la densité chez les clades les plus dérivés des Mimosoideae comprenant notamment les genres *Inga* et *Enterolobium* (-0.65), augmentation qui atteint un niveau plus élevé chez les *Zygia* (0.7-0.8). Au sein des taxons restants, 3 groupes naturels se distinguent par des densités relativement différentes : (1) un groupe à densités intermédiaires (0.47-0.75) composé des *Ormosia*, *Pocilanthe*, *Platymiscium*, *Diploptropis*, (2) un autre groupe à densités fortes (0.66-0.96) composé des *Swartzia*, *Bocoa* et *Dipterix* et pour finir, (3) un groupe à densités assez faibles et peu variables (0.52-0.65) composé d'*Hymenolobium*, *Andira*, *Alexa* et *Dussia* (groupe non échantillonné dans ce travail de thèse).

Cette simple analyse descriptive de l'aspect évolutif de la densité chez les Légumineuses laisse supposer qu'une densité d'environ 0.7 était sans doute celle du bois de l'ancêtre commun des Légumineuses de Guyane et que l'acquisition d'une densité plus faible ou plus forte s'est effectuée assez tardivement dans certains clades ou genre (e.g. *Swartzieae*, *Zygia*, *Parkia*). On distingue également de forts contrastes de densité à des échelles taxonomiques très réduites comme chez le genre *Inga* (0.5 à 0.8).

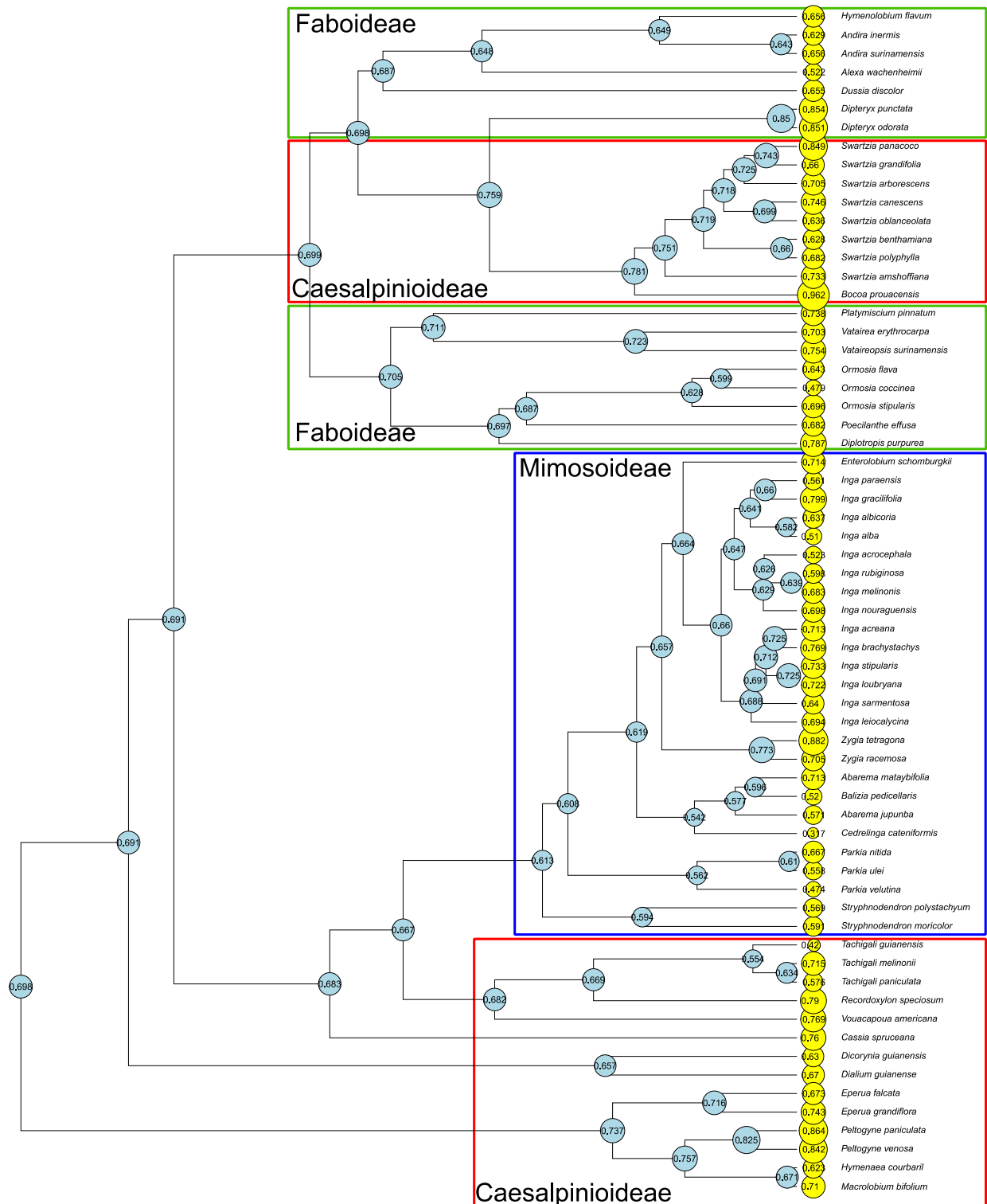


Figure 67 : Estimation de la valeur ancestrale de densité chez les Légumineuses de Guyane. La phylogénie provient de Baraloto *et al.* (2012). Les données de densité sous écorce proviennent de la base de données BRIDGE (disponible sur www.try-db.org). La valeur ancestrale de l'infradensité est affichée sur chaque nœud. La taille des cercles jaune et proportionnelle à la densité sous écorce de l'espèce considérée.

Une analyse en composantes phylogénétiques permet d'analyser le jeu de données des traits du bois que nous avons mesurés en prenant en compte l'effet de la phylogénie. Cette méthode permet d'extraire deux composantes, chacune auto-corrélée à la phylogénie (mesurée par l'index I de

Moran), illustrant une structure phylogénétique globale et locale. La composante globale représente la synthèse des variables corrélées à la structure globale de la phylogénie (i.e. événements anciens), alors que la composante locale synthétise les variables responsables de divergence très récentes et par conséquent peu corrélées à la phylogénie (i.e. entre les branches récentes proches des espèces étudiées) (Jombart *et al.*, 2010).

La composante globale est fortement expliquée par la moyenne de la densité, elle-même négativement corrélée au gradient radial de densité et à la perte de masse de l'aubier comme du duramen (Figure 68 A). Les variations de densité moyenne et de durabilité sont donc phylogénétiquement structurées et confirment le point de vue précédent (Figure 68 B). Les Caesalpinioideae échantillonnées sont des essences moyennement denses à denses et durables (excepté chez *Tachigali*), alors que les Mimosoideae sont des essences peu denses à moyennement denses et peu durables (excepté chez *Zygia*) (Figure 68 C). La composante locale est liée à la moyenne du module d'élasticité (Figure 68 A) et suggère des divergences récentes de propriétés élastiques pour des taxons proches. Des divergences fortes de propriétés mécaniques s'observent à différents endroits de la phylogénie : (1) *Eperua falcata* présente un module moyen bien plus faible qu'*E. grandiflora* (Figure 68), de même (2) *Parkia pendula* présente un module moyen nettement plus faible que les autres représentants du même genre et enfin (3) *Inga stipularis* présente le module d'élasticité le plus fort de notre échantillonnage alors que son proche cousin *Enterolobium* présente un module beaucoup plus faible. On s'attendrait naturellement à ce que de forts écarts de densité entre les couples d'essences citées précédemment (e.g. *E. falcata* vs *E. grandiflora* ou *P. pendula* vs autres *Parkia*), voisines d'un point de vue évolutif, influencent tout de même la valeur moyenne du module. Néanmoins, ces essences voisines ont des densités très similaires et par conséquent, ces différences notables de module d'élasticité sont liées à des différences d'angle des microfibrilles de la paroi des fibres.

Dans ces 3 situations, les différences de module spécifique d'élasticité peuvent s'expliquer par des différences de développement architectural. Dans le cas du genre *Eperua*, *E. falcata* est une essence de bas-fond se développant conformément au modèle de Troll avec un axe principal qui est le résultat de l'empilement d'axes mixtes ou relais, et qui porte un houppier très étalé. En revanche, chez *E. grandiflora*, la mise en place du tronc est le résultat du développement d'un axe principal parfaitement vertical et monopodial. Lorsqu'ils sont sous l'abri de la forêt, les jeunes *E. grandiflora* sont parfaitement verticaux et très élancés avec des houppiers étroits.

Dans le genre *Parkia*, *P. pendula* se développe aussi conformément au modèle de Troll, mais cette fois-ci, autour d'un axe principal incliné qui se redresse à mesure qu'il s'allonge. De fait, la couronne de *P. pendula* est toujours plate, plagiotrope — *P. pendula* est aussi appelé « Kwata kaman » : « le lit du singe araignée ou Attelle ou kwata » — et porté par un axe principal finalement vertical ou légèrement incliné. Ce mode de développement contraste radicalement avec celui de *P. velutina* qui présente un mode de développement plus proche de celui d'*E. grandiflora* puisqu'il a un mode de développement résolument orthotrope : *P. velutina* se développe conformément au modèle de Rauh avec un axe principal toujours vertical dominant un houppier élancé. Le mode de développement de *P. nitida* est intermédiaire à ces 2 espèces car, sans être conforme au modèle de Troll, il ne présente pas non plus un développement orthotrope aussi prononcé que celui de *P. velutina*. En effet, l'axe principal de *P. nitida* est souvent oblique et s'appuie sur les autres arbres, et peut aussi être constitué de plusieurs relais successifs.

Enfin, le mode de développement d'*Enterolobium schomburgkii* est très similaire à celui de *P. pendula* (modèle architectural de Troll), tandis que celui d'*Inga stipularis* serait plus proche de celui de *P. nitida*.

Ses différences de développement pourraient expliquer des contraintes mécaniques différentes chez ces petits groupes d'espèces. Cette différence réside également dans des différences de sécurité face au

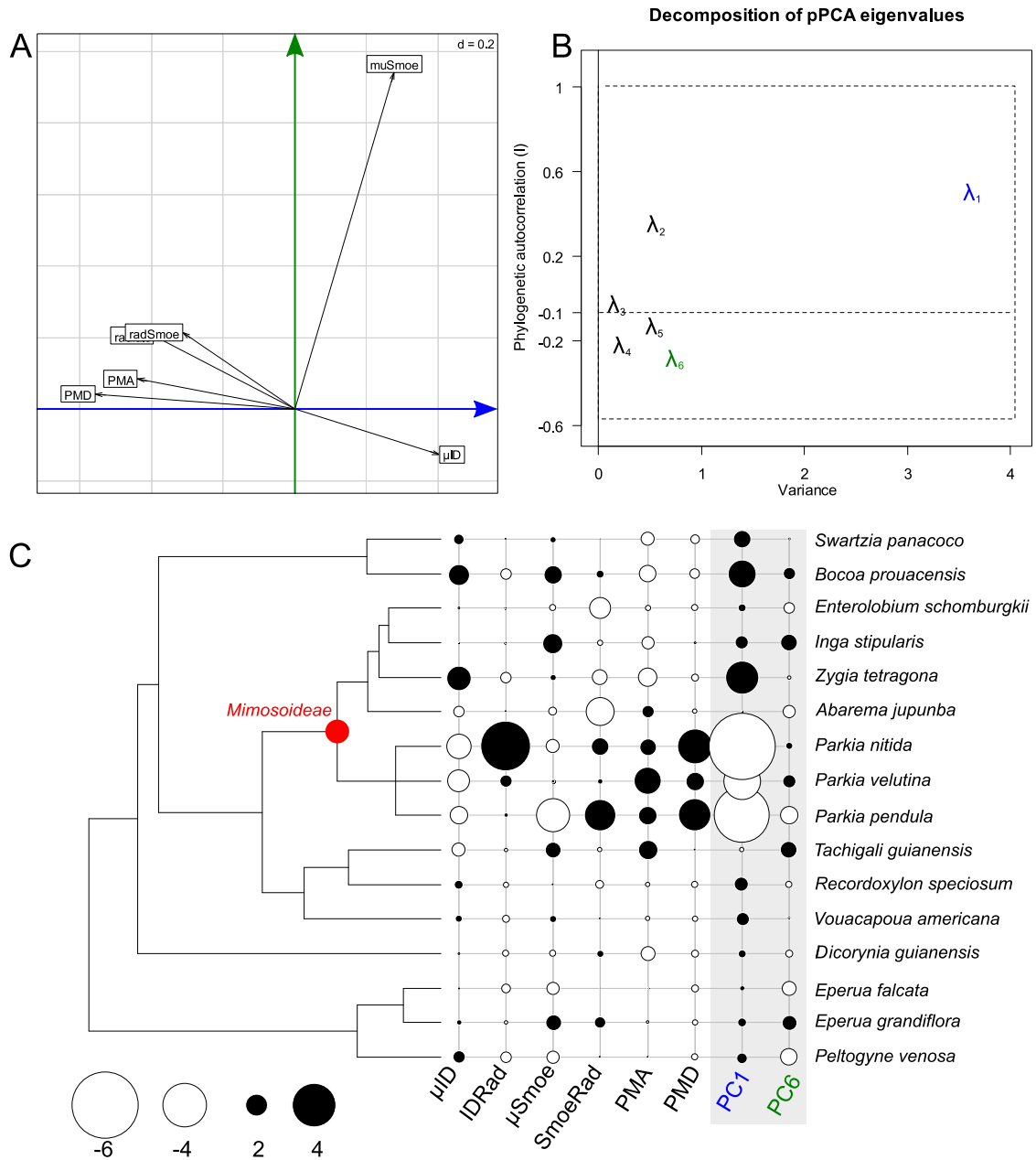


Figure 68 : Analyse des Composantes Principales phylogénétique.

Scores des variables étudiées en fonction de la composante globale (bleu, PC1) et locale (verte, PC6) (A). Décomposition des valeurs propres de l'analyse en fonction de leur corrélation phylogénétique et de leur variance expliquée, lambda 1 et 6 représentent respectivement les composantes globales et locales (B). Phylogénie en rapports aux variables intégrées à l'analyse et aux deux composantes (PC1 et PC6), les valeurs de traits correspondent à la couleur et à la taille des cercles (C). μID , moyenne d'infradensité ; $IDRad$, gradient radial de densité ; $\mu Smoe$, moyenne du module d'élasticité spécifique ; $SmoRad$, gradient radial du Smoe ; PMA et PMD , perte de masse de l'aubier et du duramen.

risque de flambement de la tige, *E. falcata* présentant un facteur de sécurité face au flambement plus faible qu'*E. grandiflora* (Fournier *et al.*, 2013).

9. La croissance de l'arbre en forêt tropicale humide : atteindre des contraintes communes au travers de contraintes diverses

Quel que soit le tempérament vis-à-vis de la lumière, le but d'une plante est d'accéder à la ressource lumineuse pour pouvoir se reproduire. La forêt Guyanaise est une mosaïque d'états successionnels générés par la chute des arbres, moteur de perturbations et déclencheur de retour à un état successional jeune (Oldeman, 1974). Néanmoins, la transition d'un état successional jeune à un état successional avancé est graduelle, résultant dans l'observation d'états transitoires à forte diversité spécifique (Molino & Sabatier, 2001), dans lesquels, les guildes de fin et de début de succession peuvent coexister. Sans parler d'état successional transitoire, une trouée forestière localisée entraînera le développement de plantes héliophiles ayant comme voisins des espèces de fin de succession provenant de la parcelle de forêt voisine non perturbée.

La coexistence de ces différents tempéraments au sein d'une même communauté végétale implique inévitablement qu'elles soient capables de résister aux mêmes sollicitations environnementales. On s'attend donc à observer des valeurs de traits relativement proches dans les parties des organes et tissus récemment formés quel que soit le tempérament de la plante. A contrario, les valeurs de traits mesurées dans les organes et tissus anciennement formés devraient être différentes si elles reflètent une adaptation à un environnement de croissance différent. Dans ces termes, le bois de la moelle vers l'écorce et de la base vers le haut de la plante reflète l'histoire de la plante dans une dimension environnementale et temporelle. Dans un premier temps, nous commencerons par énumérer et discuter la valeur adaptative et fonctionnelle des singularités rencontrées chez les plantes à tendances héliophiles et sciaphiles. Il convient cependant que le lecteur garde en tête que la dichotomie héliophile-sciaphile n'est qu'un raccourci sémantique, et que toutes les considérations suivantes font partie intégrante d'un continuum allant de l'intolérance à la tolérance à l'ombre.

Les connaissances générales au sujet des héliophiles nous apprennent que ce sont des plantes à forts taux de croissance en hauteur et en diamètre, à bois de faible densité et à faible durabilité et bouclant leurs cycles de vie plus ou moins rapidement. Les résultats de ce travail de thèse n'infirmant pas ces considérations générales mais apportent des éléments nouveaux quant aux aspects mécaniques.

L'héliophilie se caractérise par des valeurs d'infradensité et de module d'élasticité spécifique faibles à cœur, suggérant aussi un fort AMF. Cette faible valeur de module spécifique d'élasticité conférant une grande souplesse à la tige peut être vue comme une adaptation aux vents qui sont plus forts dans les trouées forestières ou en lisière de forêt. De ce fait, la plante héliophile optimise sa croissance en hauteur par un investissement faible dans la densité du bois et est capable de plier face au vent sans casser. L'effet positif du vent sur l'AMF a déjà été mis en avant chez *Abies frazeri* (Telewski, 1989), *Cecropia schreberiana* (Cordero, 1999) et *Eucalyptus nitans* (Wimmer *et al.*, 2002). Par sa croissance en épaisseur rapide, la plante héliophile s'affranchira graduellement des effets néfastes liés au vent.

Les plantes sciaphiles ou tolérantes à l'ombre qui ont des taux de croissance faibles, mettent en place un bois à forte densité et ont un cycle de vie relativement long. Les résultats de ce travail montrent que les essences de fin de succession ont une valeur de module d'élasticité spécifique et

une densité importantes près du cœur, conférant plus de rigidité à la tige que chez les héliophiles. Un gain de souplesse ne semble pas nécessaire à la survie des plantes sciaphiles en termes de résistance aux vents qui sont certainement plus faibles sous couvert forestier. Des études récentes soulignent l'effet positif du vent sur la mortalité des jeunes arbres en sous-bois dans des forêts très fragmentées (là où les vents sont plus importants), soulignant ainsi le manque d'adaptation à la résistance au vent des essences tolérantes à l'ombre (Laurance & Curran, 2008). Néanmoins, la plus grande rigidité des espèces tolérantes peut aussi être interprétée comme une stratégie permettant l'évitement de la cassure causée par des chutes de branches des arbres voisins (Van Gelder *et al.*, 2006). S'il existe une relation claire entre tempérament et module spécifique d'élasticité, le mode de développement architectural qui ne traduit pas un tempérament particulier vis-à-vis de la lumière, peut aussi interférer de manière non négligeable sur la valeur du module spécifique d'élasticité. Et cela peut très bien être expliqué : le fait qu'un organisme adopte un port plagiotrope le rend plus susceptible de capturer des objets (feuilles, rameaux, branches) venant d'en haut. Pour ne pas rompre, la complaisance de la structure permet d'encaisser le choc et de se libérer de l'objet. Il ressort dans cette étude effectivement qu'un fort AMF confère plus de complaisance à la tige chez les organismes plagiotropes, ceci quel que soit leur tempérament. Ainsi, pour chaque « valeur » de tempérament, certains paramètres comme par exemple le module spécifique d'élasticité, peuvent être influencés par la stratégie mise en œuvre par l'organisme pour réaliser ces besoins. Le mode de développement apparaît ainsi comme un « perturbateur local » du gradient du module d'élasticité spécifique le long de l'axe d'héliophilie.

Une fois que le degré de luminosité requis a été atteint, la plante n'est plus contrainte par son mode de croissance en hauteur, et c'est à ce moment précis qu'apparaît de nouvelles contraintes communes à tous les arbres, quel que soit leur tempérament vis-à-vis de la lumière : (1) maximiser la synthèse de matière carbonée nécessaire à la ramification, la croissance secondaire, à la reproduction et à l'entretien des tissus précédemment mis en place tout en (2) minimisant le coût de construction des nouveaux organes et en réduisant au maximum la sollicitation mécanique imposée par la masse grandissante de la couronne.

D'un point de vue mécanique, les sollicitations peuvent être induites par des facteurs externes (i.e. vent, surcharge par des petits mammifères ou des plantes épiphytes), mais sont également auto-induites par l'expansion de la couronne elle-même (augmentation de la prise au vent, déviance du poids propre par rapport à l'axe neutre). La diminution de la densité dans la couronne chez les essences sciaphiles permet en ces termes, (1) la diminution des coûts de construction des organes, (2) la diminution des sollicitations auto-induites par le développement de la plante elle-même.

L'augmentation de la densité dans la couronne des plantes héliophiles nécessitera (1) une augmentation des coûts de construction (i.e. coûts économisées dans les premiers stades de développement), mais permettra (2) plus de rigidité face aux charges extérieures.

La sollicitation mécanique auto-induite par l'augmentation de la densité dans la couronne sera en revanche très importante chez une héliophile. De ce point de vue, une densité plus forte sous-écorce dans le tronc (là où la sollicitation est importante) apportera la rigidité nécessaire à la sollicitation auto-induite par la couronne. De ce point de vue, la variation radiale de la densité et du module d'élasticité sont conformes à « l'hypothèse mécanique » développée par Lachenbruch *et al.* (2011).

L'héliophilie comme la sciaphilie sont deux stratégies écologiques efficaces permettant l'accession à la lumière et la reproduction, mais divergentes de par la chronologie de l'investissement en

matière carbonée au cours du développement. L'arbre héliophile investie peu dans un premier temps puis beaucoup plus ensuite, alors que la sciaphile réalise des économies après un fort investissement.

10. Sur la variabilité et la diversité de la durabilité naturelle du bois

Alors que le duramen est généralement considéré comme la partie centrale et coloré du bois de la tige, nous avons intentionnellement considéré le bois au centre de la tige comme étant du duramen quelle que soit sa couleur. Le duramen est défini comme les couches internes du bois qui composent la tige, et dans lequel, les cellules de parenchyme ont produit des extractibles imprégnant les parois cellulaires avant leur mort. Le duramen est un tissu mort qui ne contient plus de matériel de réserves (IAWA, 1964).

Le duramen n'est en fait qu'un sous-produit du développement de l'arbre. A mesure que l'arbre grandit, la quantité de cellules vivantes consommatrices de sucre (i.e. parenchyme) ne cesse d'augmenter. Pour des raisons économiques, l'arbre doit se séparer régulièrement de ses cellules afin de maintenir la quantité de bois vivant à un niveau physiologique optimal. Les essences héliophiles (*Parkia*, *Tachigali*) ne présentent pas de duramen coloré. Pourtant les diagrammes eau-gaz-biomasse (Annexe 4), révèlent une partie centrale quasiment exempte d'eau suggérant que le bois le plus proche de la moelle n'assure même plus la fonction de stockage. L'imprégnation des parois cellulaires par des métabolites secondaires est un processus non-obligatoire déclenché pendant et/ou avant la mort des parenchymes. L'héliophilie se caractérise alors par la non-protection des couches de bois mort, qui est sans doute la raison pour laquelle ses plantes ont une durée de vie courte.

Le reste de ce paragraphe traitera seulement des essences à duramen coloré. Malgré une corrélation positive entre la durabilité de l'aubier et celle du duramen, on constate chez certaines essences une différence de durabilité forte entre ces deux tissus (9 -18% d'écart) (*Eperua*, *Peltogyne*, *Recordoxylon*, *Vouacapoua*), alors que ces écarts sont de l'ordre de quelques pourcents chez *Bocoa* et *Swartzia*. Il faut cependant garder à l'esprit que la courte durée des essais (6 mois) effectués dans ce travail minimise probablement les différences de durabilité naturelle observées entre aubier et duramen.

Au sujet de *Vouacapoua*, Amusant *et al.* (2014) ont émis l'hypothèse d'une relation positive entre la quantité d'extraits et l'appétence de l'aubier, suggérant que la synthèse d'une forte quantité d'extraits de duramen nécessite en amont une forte quantité d'amidon dans l'aubier, responsable de la faible durabilité de ce dernier. Il semble que cette relation se vérifie sur les essences citées précédemment. Les essences à forte quantité d'extraits comme *Vouacapoua*, *Eperua* ou encore *Peltogyne*, ont des duramens durables et à forte teneur en extractibles (de 10 à 20%), ainsi qu'une durabilité de l'aubier faible. Les essences comme *Bocoa prouacensis* et le *Swartzia panacoco* (et sans doute comme *Zygia tetragona*), allient à la fois faible quantité d'extraits, duramen très durable et aubier durable. Ces deux cas résultent de deux stratégies de protection du duramen bien différentes : quantité VS qualité. La protection du duramen chez *Bocoa* est assurée par une faible quantité d'extraits à grande efficacité antifongique ou astringente et/ou de l'efficacité d'un effet synergique d'extraits de nature différente (Amusant *et al.*, 2014). La protection du duramen chez *Vouacapoua* ou *Eperua* est assurée par une forte quantité d'extraits qui sont cependant moins efficaces que chez *Bocoa prouacensis* (5-6 contre 1-2% de perte de masse).

Est-ce que ces deux stratégies sont reliées au tempérament ? La distinction réside bel et bien dans une différence de stratégie vis-à-vis de la lumière. *Vouacapoua*, *Eperua*, *Peltogyne*, occupent la position médiane du continuum héliophilie-sciaphilie, alors que *Bocoa*, *Swartzia*, *Zygia* en occupent les positions extrêmes. La stratégie de protection « qualitative » du duramen apparaît ici comme une caractéristique de plante de fin de succession, alors que la stratégie de protection « quantitative » du duramen est attribuée à des plantes de milieu à fin de succession.

Qu'est-ce qui peut expliquer la coexistence de deux stratégies de protection du bois de cœur si différentes ? Si l'on résonne en termes d'économie, on peut dès lors envisager une coexistence de ces deux stratégies de duraminisation. *Bocoa* et *Swartzia* investissent déjà énormément dans un bois de forte densité (~ 0.9-1.1), et réalise des économies grâce à un très bon rapport qualité-coût de la duraminisation. Au contraire, *Vouacapoua americana* ainsi que les *Eperua* réalisent des économies par la mise en place d'un bois moins dense (0.6-0.8), mais sont dépensiers de par leurs stratégies de duraminisation (teneur en extraits supérieur à 15%). Néanmoins, ces considérations demeurent spéculatives étant donné la potentielle variabilité inter-individuelle des quantités d'extraits suggérée par les différences de densité observées entre le bois proche de la moelle non duraminisé, le bois proche de la moelle duraminisé, et le bois proche dont la densité a été corrigé par la quantité d'extraits (i.e. *Zygia tetragona*, *Eperua*, *Bocoa prouacensis*). Ces spéculations nécessiteraient d'être confirmées par des études plus précises de la variabilité radiale des teneurs d'extraits tout comme des études portant sur la quantification des coûts métaboliques attribuées à la synthèse des molécules du bois.

Conclusion générale & Perspectives

La première partie de ce travail de thèse a permis d'appréhender la dynamique de formation du duramen en lien avec le développement de l'arbre. Un résultat fort réside dans l'accrétion de duramen plus importante dans tout le tronc de l'arbre au moment du transfert de croissance du tronc vers la couronne. Ces résultats sont en accord avec l'hypothèse de la duraminisation comme processus développemental (Bamber, 1976; Bamber & Fukazawa, 1985), puisque la forte accrétion du duramen permet la condamnation de l'aubier anciennement conservé à des fins de stockage. Dans le cas de l'Angélique, le duramen agit donc bien comme un régulateur des dépenses en diminuant le coût énergétique attribué au maintien des tissus vivants du tronc en faveur de ceux de la couronne, en plus de protéger l'intégrité de la tige. La progression du duramen est donc intrinsèquement liée à la quantité de bois allouée au stockage. La condamnation des zones d'aubier du tronc peuvent cependant être vue comme un risque pris par la plante. Si la quantité d'aubier du tronc allouée au stockage diminue, on peut dès lors imaginer une diminution de la quantité de sucres et d'eau disponible, mais également une diminution des composés chimiques de défense active que contient l'aubier. En d'autres termes, moins l'aubier sera important, plus l'arbre aura une protection active faible. La diminution de l'aubier dans le tronc pourrait diminuer l'efficacité défensive des grands arbres.

La duraminisation a également été interprétée comme un processus actif, guidé par un signal hormonal (HIS, 'Heartwood Inducing Substance') émis depuis les feuilles en direction des

couches profondes du bois de la tige (Bamber, 1976). L'expérience présentée en Annexe 12 confirme la nature active du processus mais suggère plutôt une hormone inhibitrice et non pas inductrice puisque l'aubier a réagi à la perte de feuilles au travers de la perte des branches. On peut donc imaginer que l'activité photosynthétique produit une hormone inhibitrice de la formation du duramen et qu'à sa disparition, le duramen progresse. L'inhibition par un signal hormonal se retrouve dans le phénomène de la dominance apicale, là où l'auxine produite par le meristème terminal inhibe l'activité des méristèmes latéraux. La formation du duramen pourrait avoir un fonctionnement hormonal analogue au débourrement des bourgeons. Cette considération n'a de valeur que si le signal émit provient bel et bien des feuilles.

L'éthylène semble occuper un rôle très important dans la formation du duramen (Chattaway, 1952 ; Shain & Hillis, 1973), néanmoins cette hormone peut être synthétisée dans différents tissus de la plante (Robitaille & Leopold, 1974). Malgré tout la durée suivant la décapitation des arbres n'a pas permis d'observer la mise en place d'un duramen foncé. De ce fait, le devenir de l'aubier coloré reste incertain. Dans la compréhension de la régulation hormonale et de la phénologie de la formation du bois de cœur réside un enjeu important, tant sur le développement et l'amélioration des pratiques sylviculturales que sur la compréhension du fonctionnement de l'arbre.

Ce travail confirme également la relation positive entre taux de croissance et quantité d'aubier déjà observée maintes fois. Néanmoins, la croissance faible des arbres est la résultante d'un changement d'allocation de la biomasse au cours du développement. Ce changement d'allocation a également été observé chez la Bagasse, mais prend place dans ce cas pour des arbres d'environ 30 cm de DBH (Bossu, 2015). Est-ce que ce changement d'allocation est un cas général ? Le manque de données de ce type ne permet pas de répondre à cette question. La Bagasse semble être une héliophile stricte. L'Angélique de par son statut d'hémi-tolérante, tolère l'ombre mais présente une croissance plus forte en milieu ouvert (Forget, 1988). De ce point de vue, ces deux essences ont une tendance clairement héliophile et ce changement d'allocation pourrait en être la signature. *Moronobea coccinea* (Clusiaceae) et *Qualea rosea* (Vochysiaceae) présente la même relation entre le taux de croissance et le DBH de l'arbre (Figure 69) que l'on a observée chez l'Angélique (Hérault *et al.*, 2011). Tout comme l'Angélique, ces deux essences sont hémi-tolérantes. A contrario chez *Licania alba* (Chrysobalanaceae) et *Swartzia panacoco* (Fabaceae), deux taxons sciaphiles, le taux de croissance varie peu au cours de l'ontogénie (Figure 69) (Hérault *et al.*, 2011). Chez ces deux espèces, il est probable qu'on n'observe pas de changement d'allocation de la croissance comme chez l'Angélique.

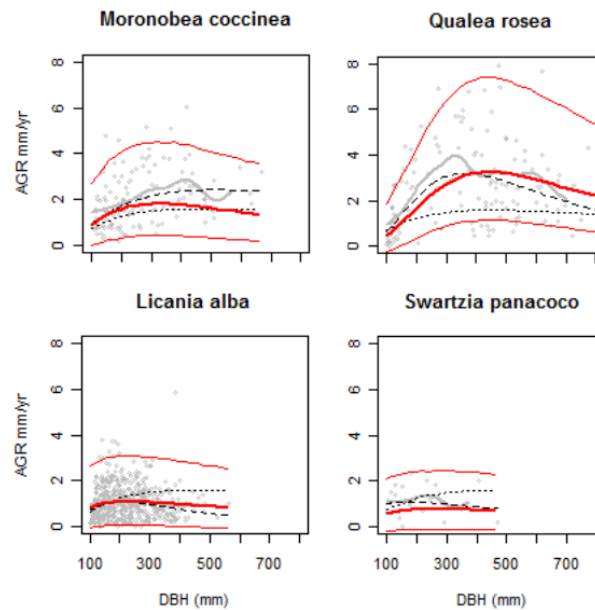


Figure 69 : Taux de croissance en fonction du diamètre de l'arbre chez des essences hémip-tolérantes et tolérantes.

Moronobea coccinea et *Qualea rosea* sont deux hémip-tolérantes présentant une variation importante du taux de croissance en fonction de la taille de l'arbre, alors que *Licania alba* et *Swartzia panacoco* sont des essences tolérantes pour lesquelles le taux de croissance est relativement constant tout au long de la vie de la plante. Les graphiques proviennent de Hérault *et al.* (2011).

La stratégie d'allocation de la croissance pourrait alors également être indicatrice du tempérament de l'espèce et avoir des conséquences sur les estimations du stockage de carbone si elle n'est pas bien appréhendée.

En plus d'affecter la quantité de bois allouée au stockage, la mise en place du duramen va également avoir un effet direct sur certaines propriétés du bois, comme la densité, le retrait dimensionnel ou l'amortissement.

Le duramen aura toujours un effet positif sur la densité, puisque la synthèse d'extractibles ne peut faire qu'augmenter la masse du bois sans modifier son volume. Néanmoins, le duramen n'a que très peu d'effet chez les essences à fort gradient de densité (*Dicorynia*, *Recordoxylon*), alors qu'il aura un effet plus important chez les essences à faible gradient de densité (*Eperua*, *Bocoa*). Tout comme la lignine et la cellulose, les extractibles sont impliqués dans le stockage de carbone. Il est donc nécessaire de prendre en compte l'effet conjoint des variations de densité (i.e. le produit de la xylogénèse) et des extraits (i.e. le produit de la duraminisation) sur l'estimation de la biomasse. A ce propos, un module du logiciel Xplo (Griffon & de Coligny, 2014), permettant la représentation de la densité dans l'arbre et le calcul de biomasse, a été développé au cours de cette thèse. Le logiciel intègre les variations de densité dans l'arbre par des mesures à intervalles réguliers de la densité du bois le long de la plante, et intégrera aussi les quantités de duramen. Ce type d'outil devrait être utilisé afin de quantifier les erreurs d'estimation de la biomasse par les méthodes actuelles, mais également afin de comprendre les stratégies d'allocation de la biomasse dans l'arbre au cours du développement.

Le retrait dimensionnel du bois est également affecté par la duraminisation. A la différence de la densité, les extraits peuvent avoir un effet positif (*Dicorynia guianensis*) ou négatif (*Bagassa guianensis*) sur la stabilité dimensionnelle. En termes d'usage du matériau, il est donc nécessaire de

comprendre précisément les effets des extraits et d'identifier les essences pour lesquelles, les extraits confèrent un retrait dimensionnel faible. On pourrait ainsi envisager l'imprégnation de bois qui présentent de très bonnes propriétés, mais un retrait fort, par des extractibles minimisant le retrait.

Le retrait dimensionnel est un trait du bois uniquement technologique, et clairement non-fonctionnel puisque ce trait de retrait ne s'exprime que lorsque le bois se déshydrate de manière consistante, ce qui n'arrive pas au cours de la vie de la plante. Néanmoins, son étude est porteuse d'indications quant à la stratégie de duraminisation et plus précisément, sur la nature des molécules mises en jeu. Même si l'aubier est peu intéressant d'un point de vue technologique, il constitue un point de comparaison obligatoire dans la compréhension des effets des extractibles sur le retrait du duramen.

Au cours de ce travail, l'accent a été mis sur la caractérisation du continuum héliophile-sciaphile par les propriétés du bois des essences (Figure 70). Ici, on retiendra la densité moyenne de l'espèce qui reflète : la variabilité de ce trait (bois peu dense pour une forte variabilité, bois très dense pour peu de variabilité), mais aussi le type de profil radial de variation de ce trait, ainsi que les caractéristiques mécaniques comme la rigidité (bois peu dense pour peu de rigidité, bois très dense pour une forte rigidité). De l'héliophilie vers la sciaphilie, on tend vers une augmentation de la valeur moyenne et une diminution de la variation intra-individuelle de la densité. A cela s'ajoute, une tendance à la protection du bois, depuis un duramen non-protégé (i.e. héliophile) vers un duramen protégé de manière efficace par très peu d'extraits (i.e. sciaphile), en passant par une protection relativement efficace impliquant la synthèse de beaucoup d'extraits (i.e. hémitolérantes, tolérantes).

Les modes et amplitudes de variation, comme la durabilité de l'aubier et les quantités d'extraits dans le duramen, sont autant de traits/propriétés descriptifs du profil ligneux, porteurs d'informations précieuses sur la stratégie d'une essence forestière vis-à-vis de la lumière.

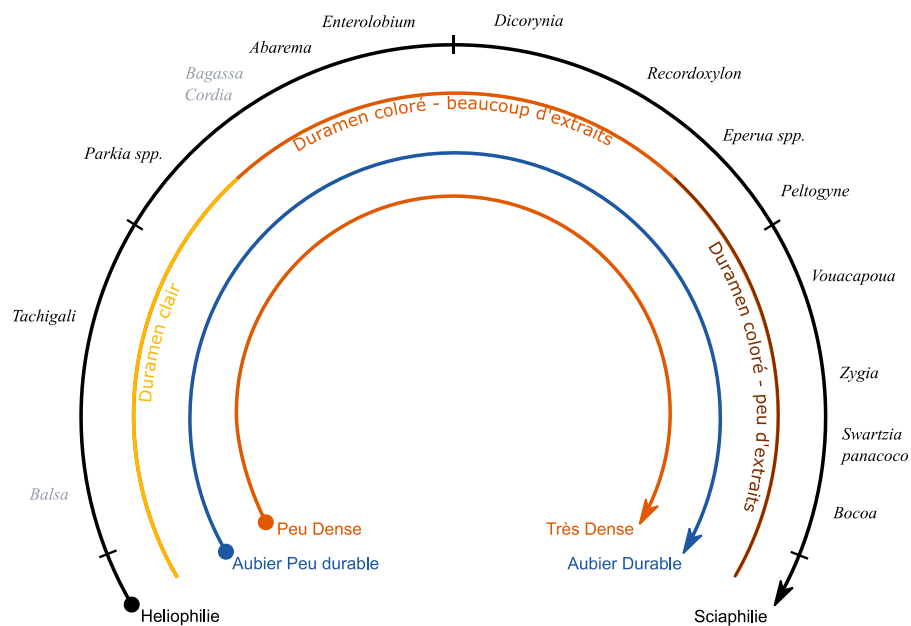


Figure 70 : Schéma explicatif mettant en lien le continuum héliophile-sciaphile et les propriétés du bois discriminantes de la position de l'essence sur le continuum.

Les essences notées en noir ont été échantillonnées dans ce travail de thèse, celles en grise proviennent d'autre travaux et sont notées à titre indicatif.

Le profil ligneux, par conséquent, est un très bon indicateur de la stratégie de la plante. Plus qu'un objet d'étude, le profil ligneux et plus particulièrement le profil de densité, pourrait s'avérer être un outil au service des biologistes, des écologues et des technologues du bois.

La densité, considérée comme un trait intégrateur de la stratégie de la plante (Chave *et al.*, 2009), s'avère être encore plus intégratrice si sa variation est prise en compte puisqu'elle résume rétrospectivement les ajustements d'allocation de matière effectués au cours du développement. La connaissance de la variation de densité représente donc un enjeu de taille pour l'amélioration des modèles d'allocation de biomasse chez les arbres.

Néanmoins, le profil de densité doit être finement décrit en intégrant les effets de la duraminisation, longtemps perçus comme des biais potentiels dans la description du profil de densité. Ce travail montre à contrario que la prise en compte du duramen pourrait être un atout et également un outil descriptif de la stratégie écologique puisqu'il permettrait la discrimination des essences de milieu à fin de succession. Mais il pourrait permettre également d'estimer la quantité d'extractibles du duramen en comparaison avec l'aubier.

D'un point de vue écologique, les traits et propriétés décrivant le profil ligneux pourraient permettre une meilleure compréhension des processus démographiques.

Comprendre la stratégie de développement de l'espèce par les propriétés de son bois permet également l'identification des traits technologiques d'intérêt. Arriver à mettre en lien les traits technologiques avec la phylogénie et des traits plus aisément mesurables (e.g. traits foliaires) permettrait in fine l'identification de nouvelles essences aux propriétés désirées.

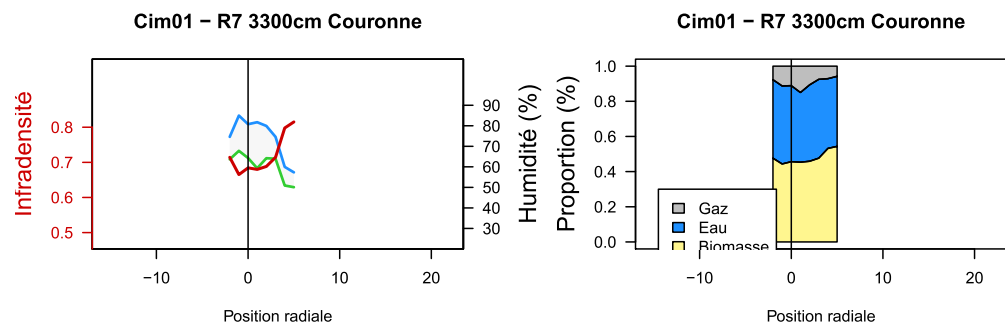
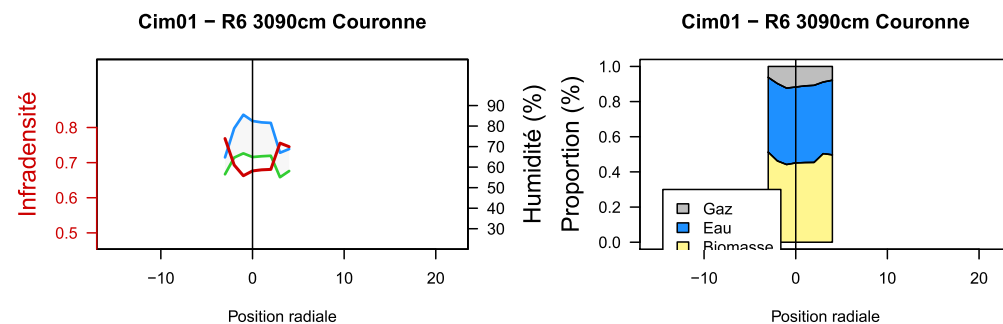
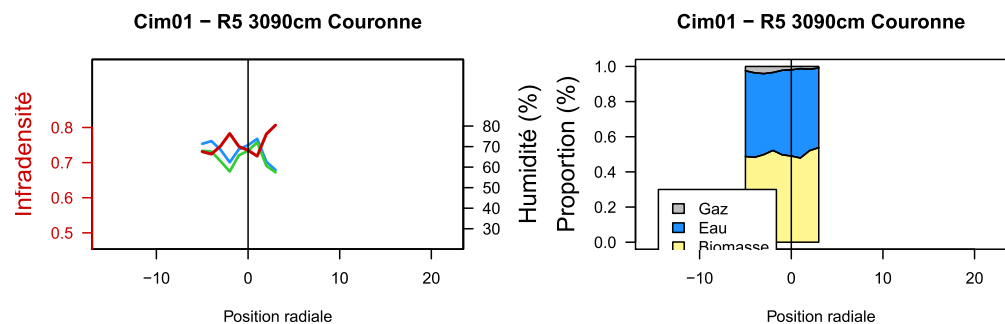
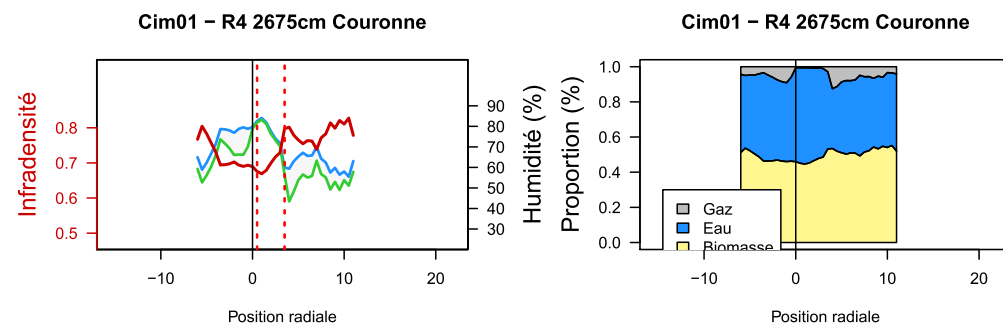
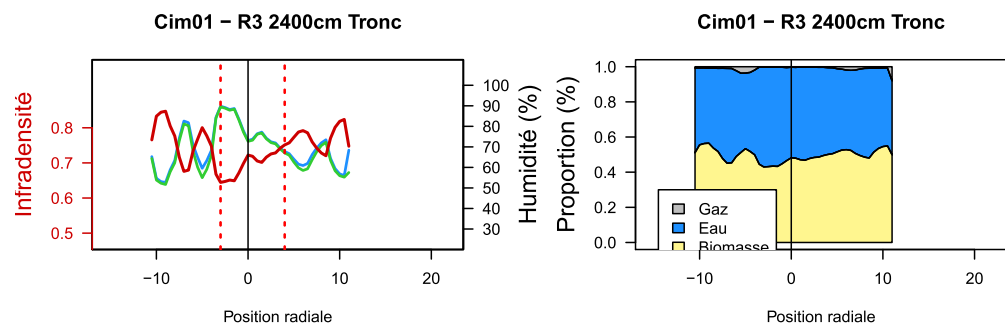
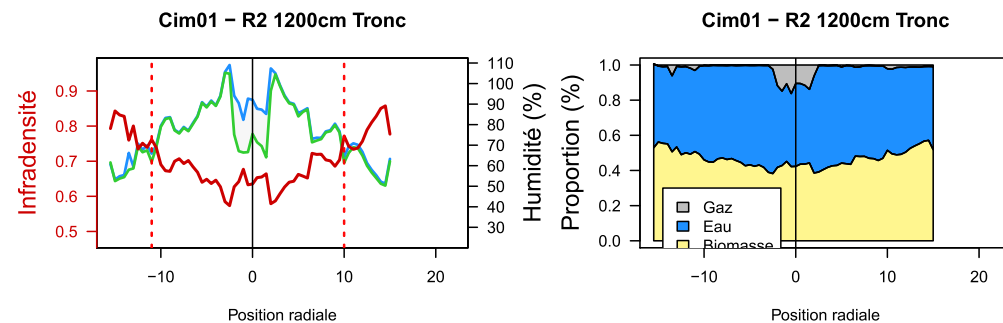
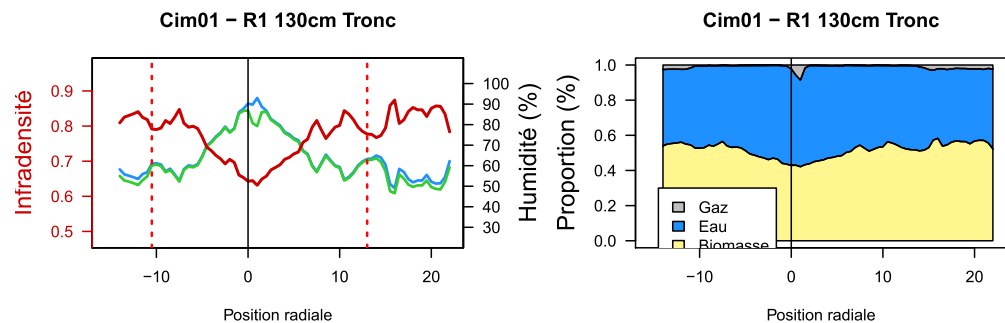
ANNEXES

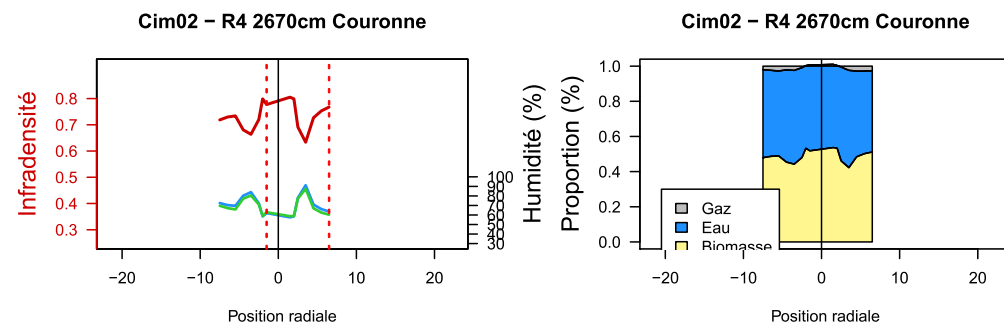
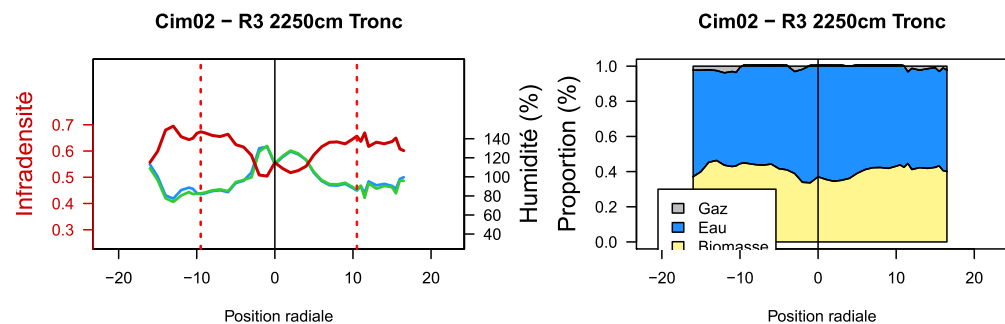
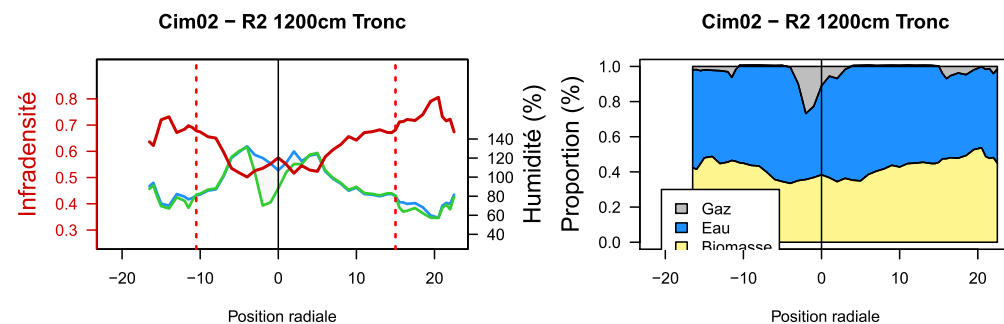
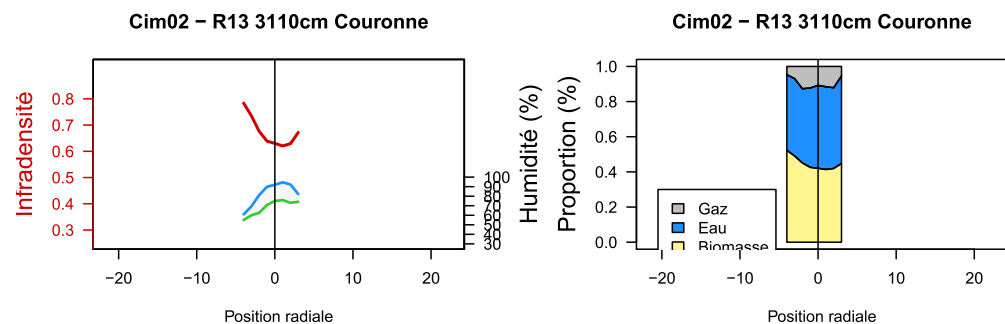
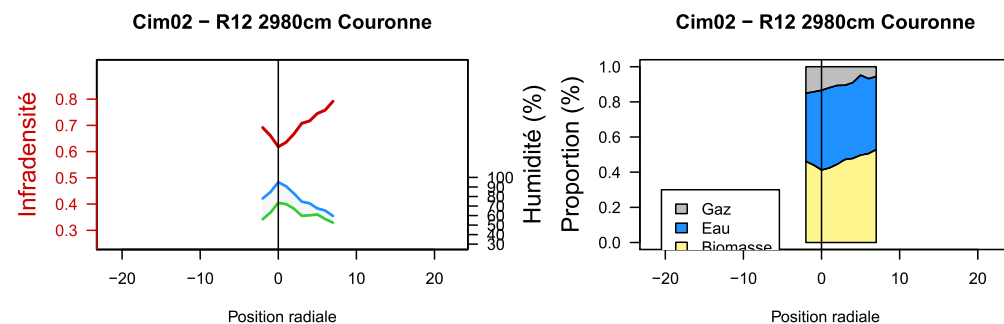
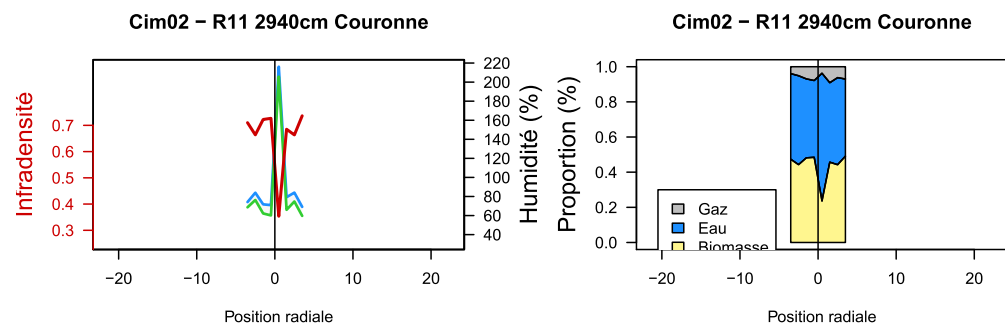
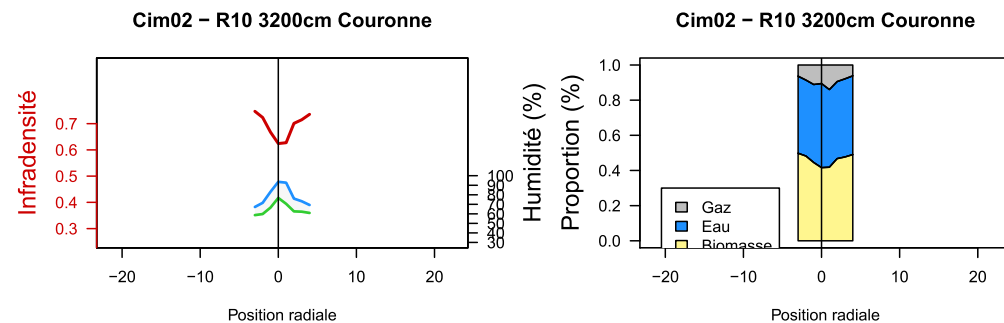
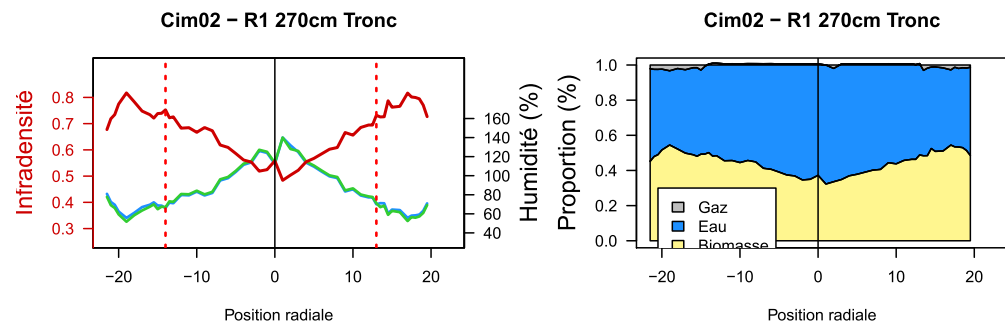
I. Annexe 1 : Principales essences exploitées en Guyane sur la période 2010-2014 (ONF)

Vol exploité 2010-2014 m ³	%	Nom local	Nom latin	Famille	Nom pilote
179 328,0	60,2%	Angélique	<i>Dicorynia guianensis</i>	Fabaceae	Basralocus
36 777,0	12,3%	Gonfolo rose	<i>Qualea rosea</i>	Vochysiaceae	Mandioqueira
26 674,0	9,0%	Grignon franc	<i>Sextonia rubra</i> , <i>Ocotea rubra</i>	Lauraceae	Louro vermehlo
8 525,3	2,9%	Balata franc	<i>Manilkara bidendata</i>	Sapotaceae	Maçaranduba
8 214,7	2,8%	Gonfolo gris	<i>Qualea albiflora</i> , <i>Ruizterania albiflora</i>	Vochysiaceae	Mandioqueira
6 993,7	2,3%	Goupi	<i>Goupia glabra</i>	Goupiaceae	Cupiuba
6 831,9	2,3%	Violet	<i>Peltogyne</i> spp.	Fabaceae	Amarante
6 510,7	2,2%	Wacapou	<i>Vouacapoua americana</i>	Fabaceae	Wacapou
3 870,6	1,3%	St Martin Jaune	<i>Hymenolobium</i> spp.	Fabaceae	Angelim
3 783,0	1,3%	Chawari	<i>Caryocar glabrum</i>	Caryocaraceae	Piquiarana
3 715,3	1,2%	St Martin Rouge	<i>Andira</i> spp.	Fabaceae	Andira
2 011,2	0,7%	Cèdre noir	<i>Nectandra</i> spp., <i>Ocotea</i> spp.	Lauraceae	Louro
1 900,3	0,6%	Yayamadou montagne	<i>Virola michelii</i>	Myristicaceae	Yayamadou
1 373,3	0,5%	Wapa	<i>Eperua</i> spp.	Fabaceae	Wallaba
341,5	0,1%	Moutouchi montagne	<i>Pterocarpus</i> ? // <i>Paramachaerium</i>		
318,6	0,1%	Assao	<i>Balizia pedicellaris</i>	Fabaceae	
179,7	0,06%	Taapoutiki	<i>Dendrobania boliviana</i>	Cardiopteridaceae	
143,5	0,05%	Mapa	<i>Couma guianensis</i>	Apocynaceae	
110,9	0,04%	Boco	<i>Bocopa prouacensis</i>	Fabaceae	
75,5	0,025%	Anangossi	<i>Terminalia</i> spp., <i>Buchenavia</i> spp.	Combretaceae	Tanimbuca
74,1	0,025%	Sali	<i>Tetragastris</i> spp.	Burseraceae	Sali
48,5	0,016%	Alimiao	<i>Pseudopiptadenia psilostachya</i> , <i>Pseudopiptadenia suaveolens</i>	Fabaceae, Mimosoideae	Timborana
37,4	0,013%	Moni			
35,8	0,012%	Kimboto	<i>Pradosia cochlearia</i>	Sapotaceae	Kimboto
23,2	0,008%	Manil marécage	<i>Symphonia globulifera</i>	Clusiaceae	Manil
23,2	0,008%	Yayamadou marécage	<i>Virola surinamensis</i>	Myristicaceae	Yayamadou
20,3	0,007%	Carapa	<i>Carapa procera</i> , <i>Caraâ guianensis</i>	Meliaceae	Andiroba
18,1	0,006%	Tamalin	<i>Abarema jupunba</i>		
11,8	0,004%	Maho cigare	<i>Couratari</i> spp.	Lecythidaceae	Tauari
7,0	0,002%	Gaulettes	<i>Licania</i> spp.		
5,2	0,002%	Balata pomme	<i>Chrysophyllum sanguinolentum</i>	Sapotaceae	
3,8	0,001%	Diaguidia	<i>Tachigali melinonii</i>	Fabaceae	Tachi

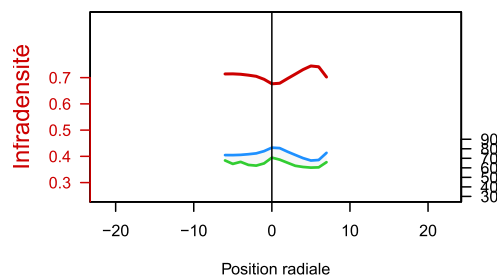
II. Annexe 2 : Profils radiaux d'infradensité et de proportions de biomasse, d'eau et de matière ligneuse chez l'Angélique.

L'infradensité (rouge) est représentée avec les taux d'humidité du bois vert (vert) et saturé (bleu). L'individu et la hauteur sont mentionnés dans le titre de chaque graphique.

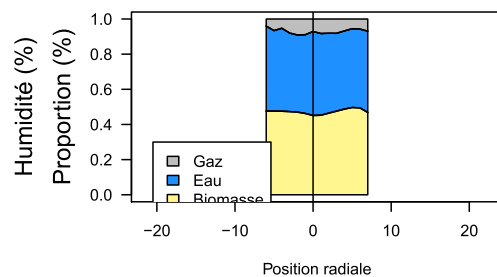




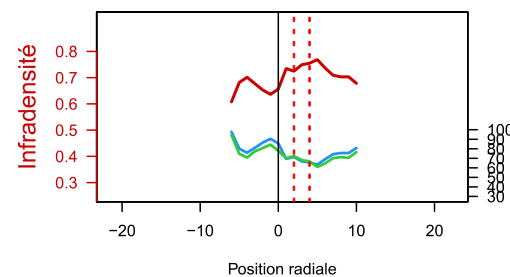
Cim02 – R5 2780cm Couronne



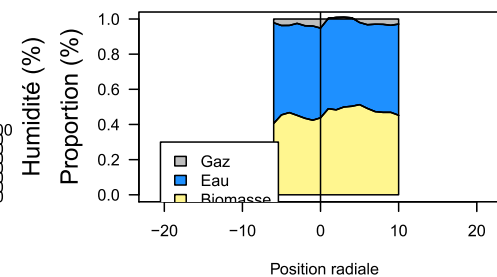
Cim02 – R5 2780cm Couronne



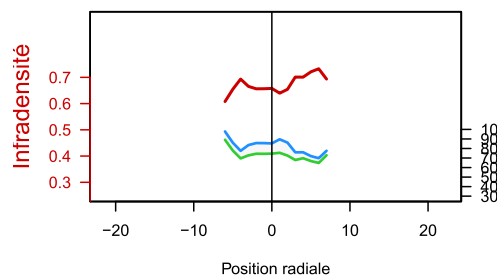
Cim02 – R6 2860cm Couronne



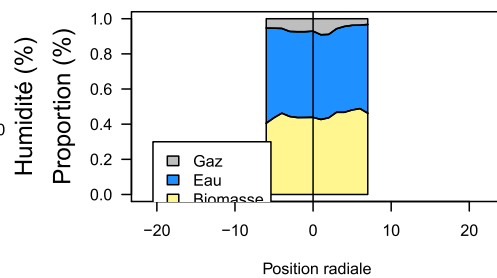
Cim02 – R6 2860cm Couronne



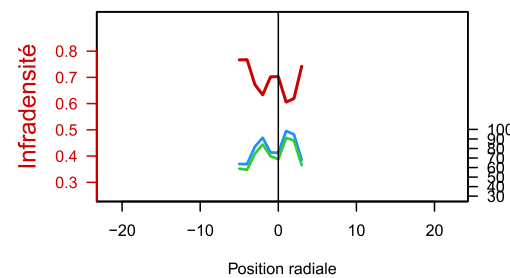
Cim02 – R7 3030cm Couronne



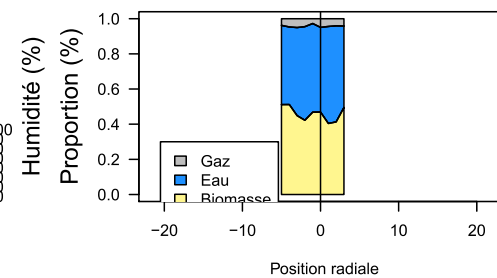
Cim02 – R7 3030cm Couronne



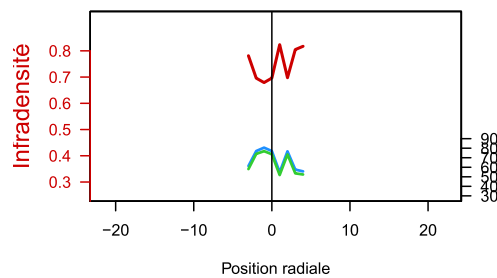
Cim02 – R8 3235cm Couronne



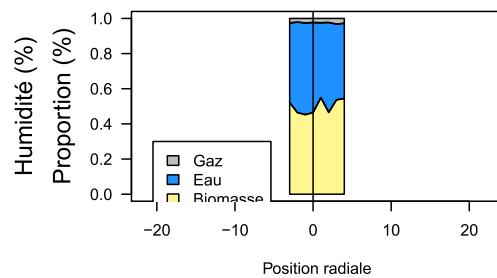
Cim02 – R8 3235cm Couronne



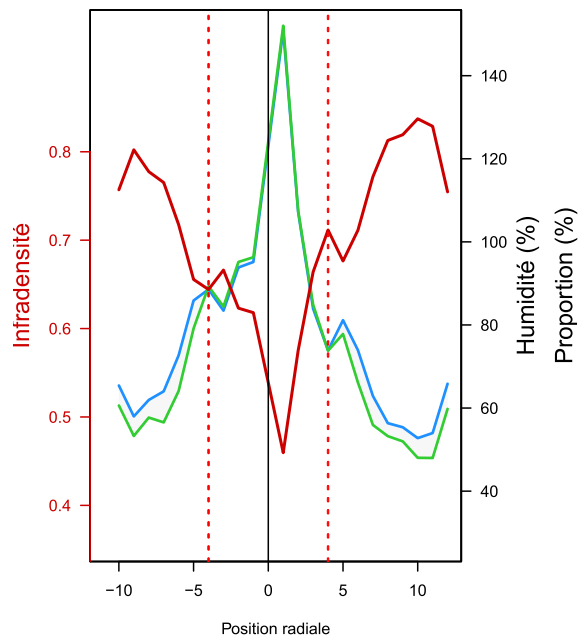
Cim02 – R9 3100cm Couronne



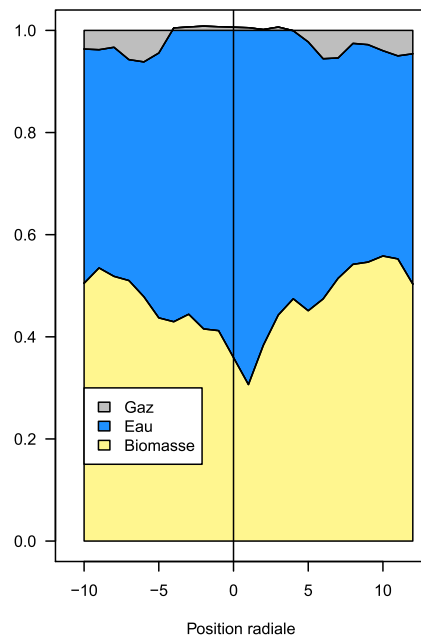
Cim02 – R9 3100cm Couronne



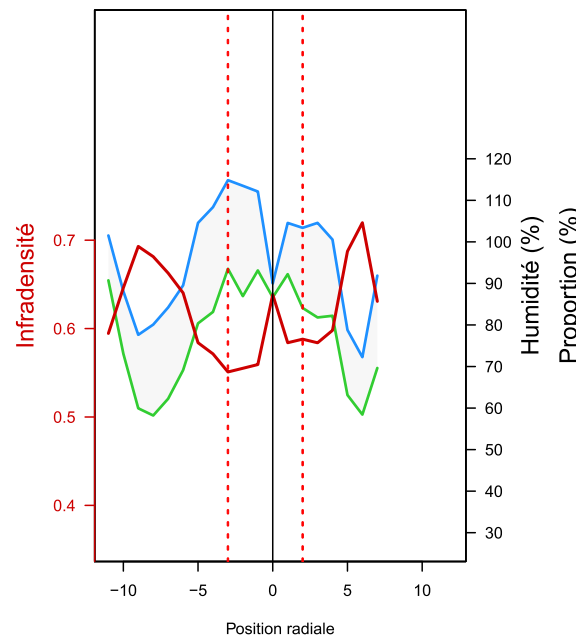
Cim04 – R1 130cm Tronc



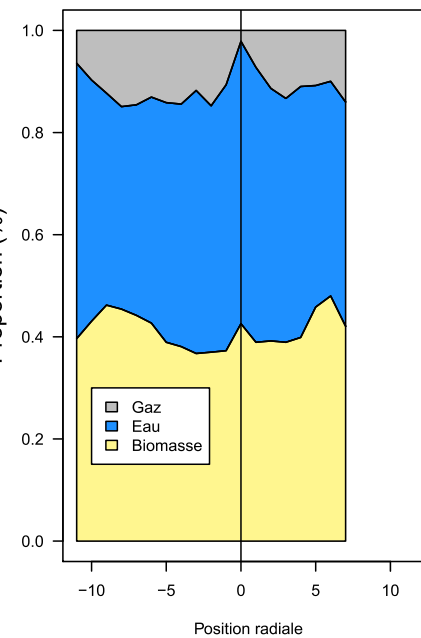
Cim04 – R1 130cm Tronc



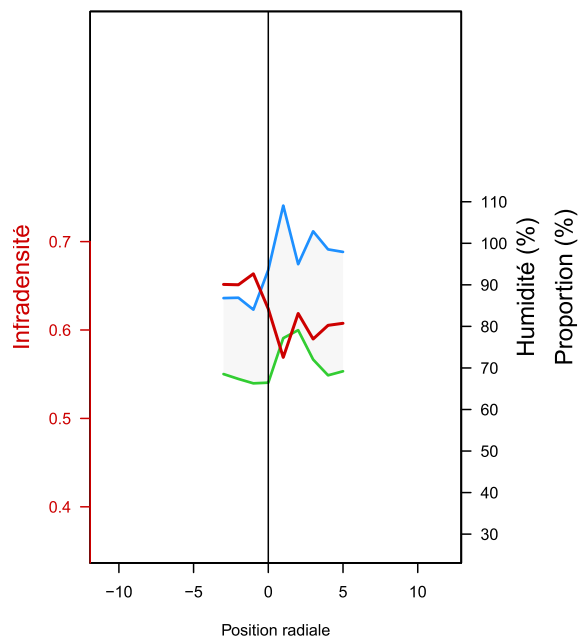
Cim04 – R2 1200cm Tronc



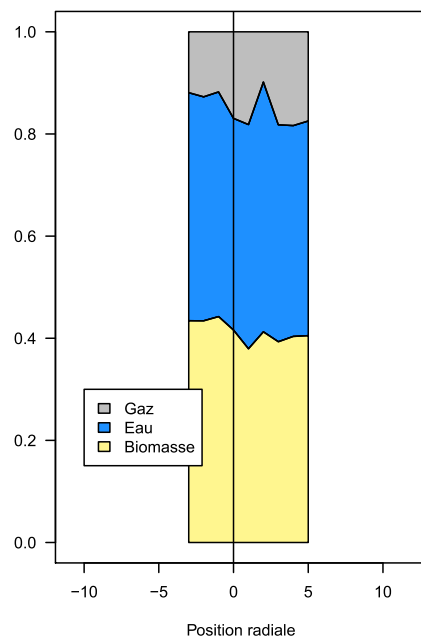
Cim04 – R2 1200cm Tronc



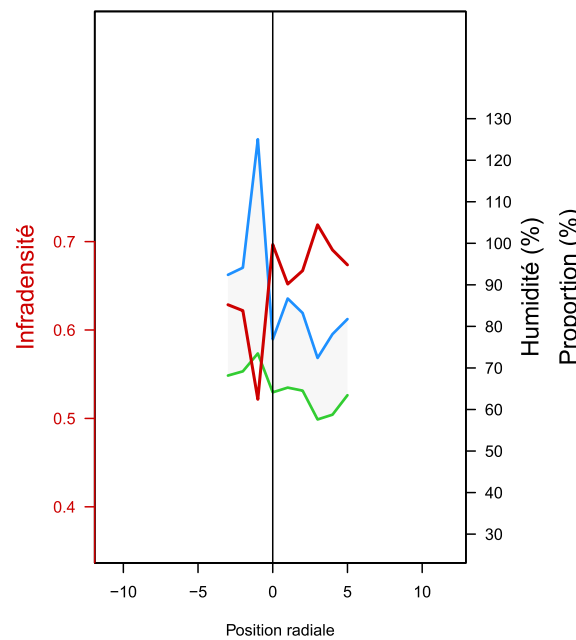
Cim04 – R3 2250cm Tronc



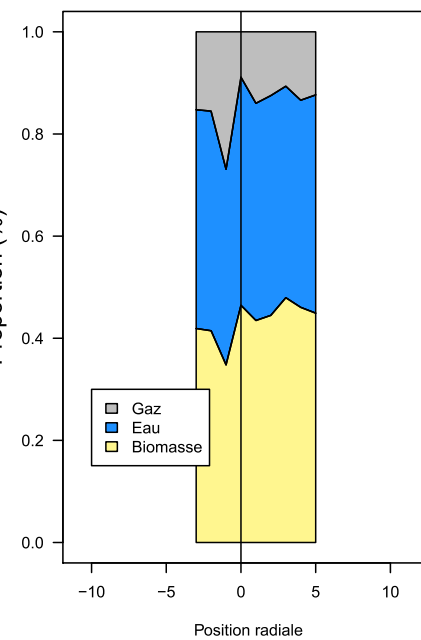
Cim04 – R3 2250cm Tronc



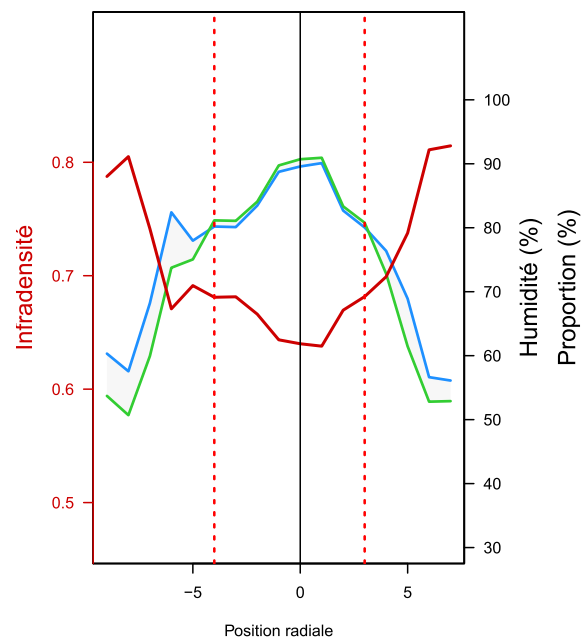
Cim04 – R4 2270cm Couronne



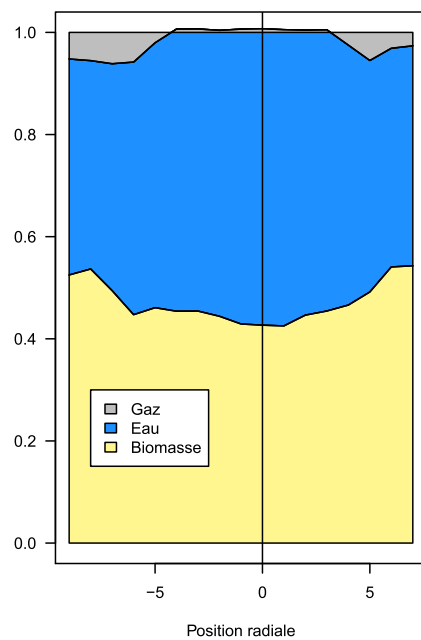
Cim04 – R4 2270cm Couronne



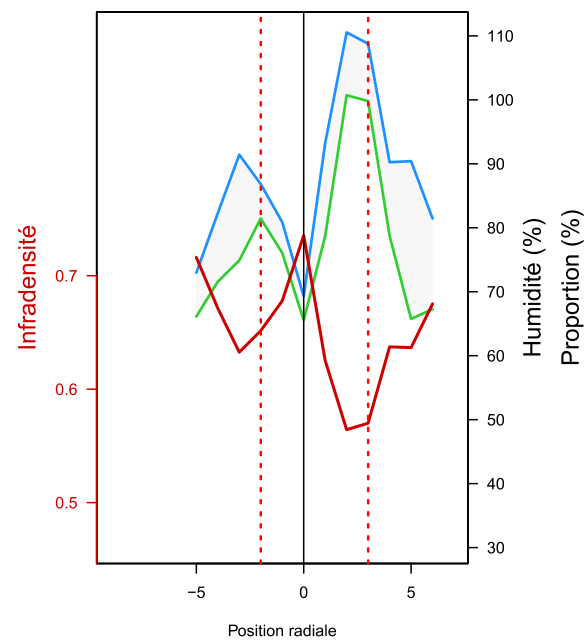
Cim07 – R1 130cm Tronc



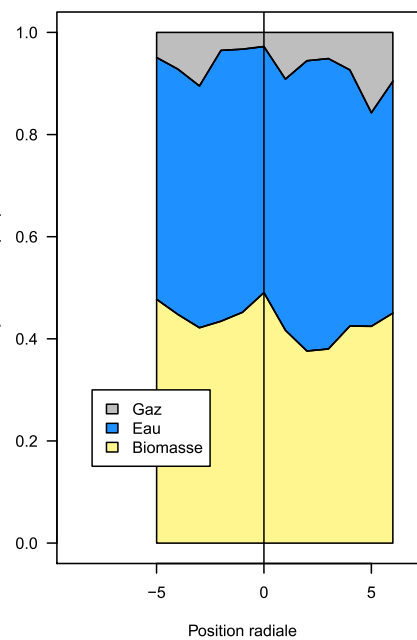
Cim07 – R1 130cm Tronc



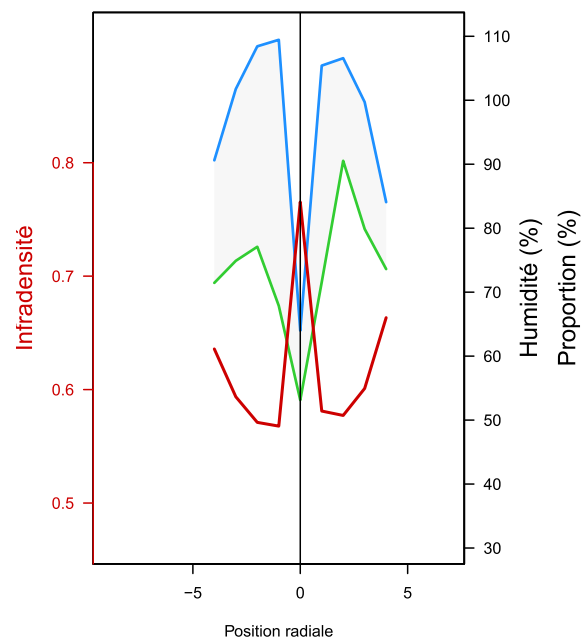
Cim07 – R2 900cm Tronc



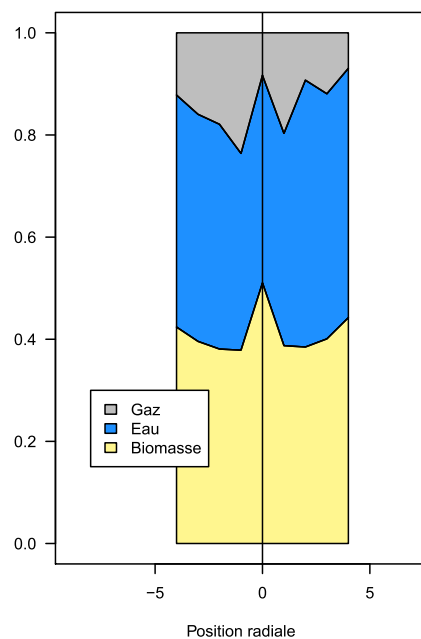
Cim07 – R2 900cm Tronc



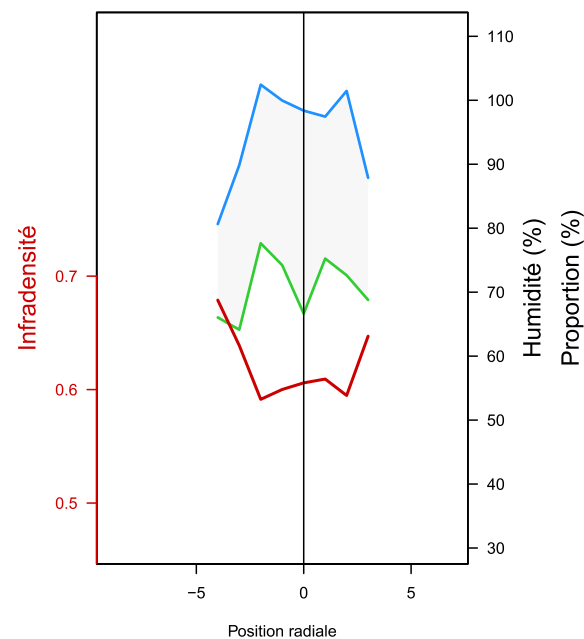
Cim07 – R3 1800cm Tronc



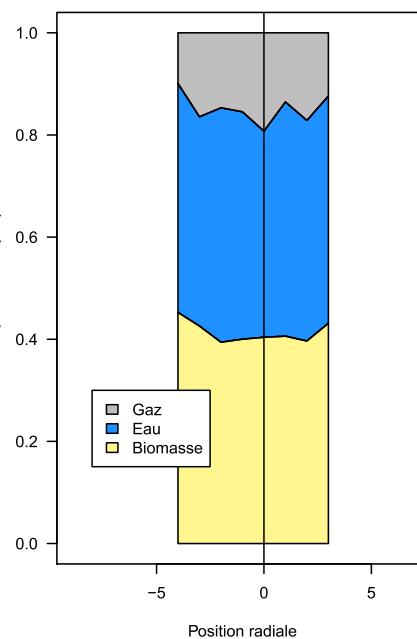
Cim07 – R3 1800cm Tronc



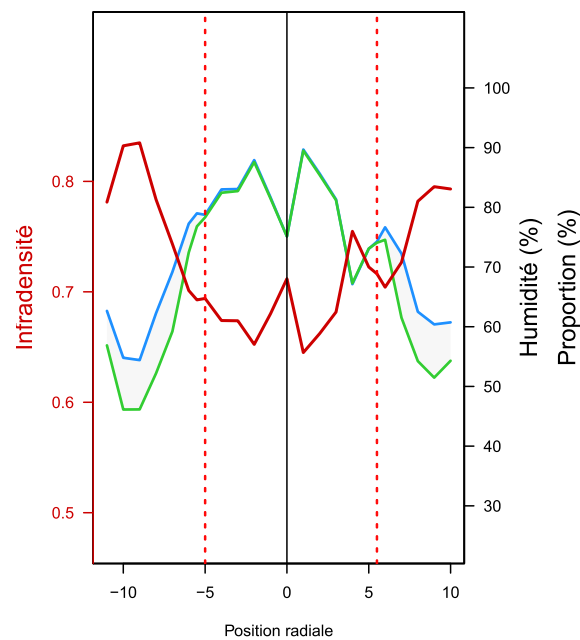
Cim07 – R4 1870cm Couronne



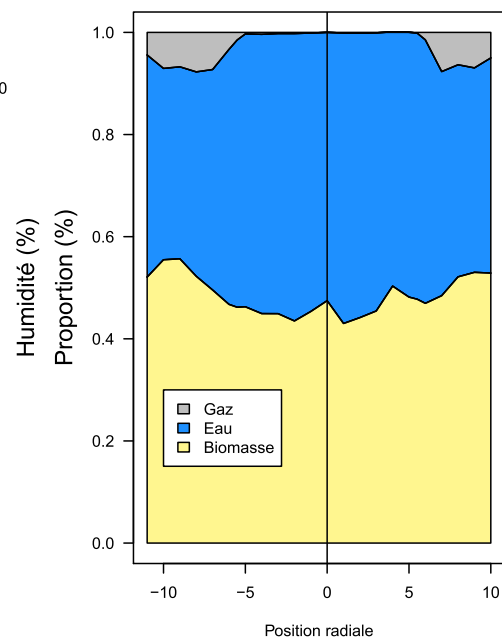
Cim07 – R4 1870cm Couronne



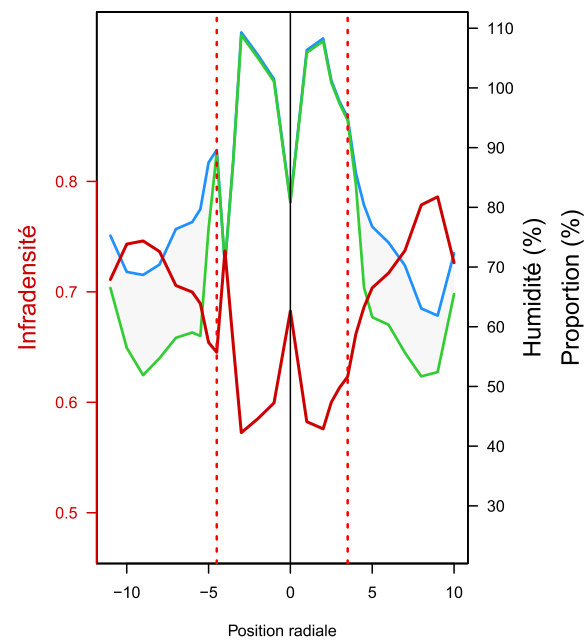
Cim09 – R1 130cm Tronc



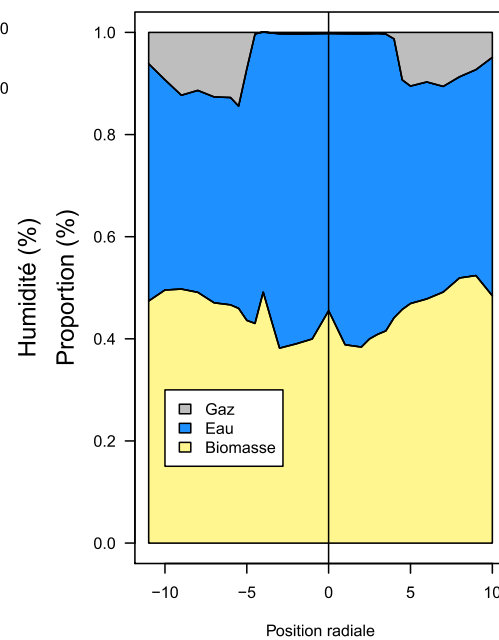
Cim09 – R1 130cm Tronc



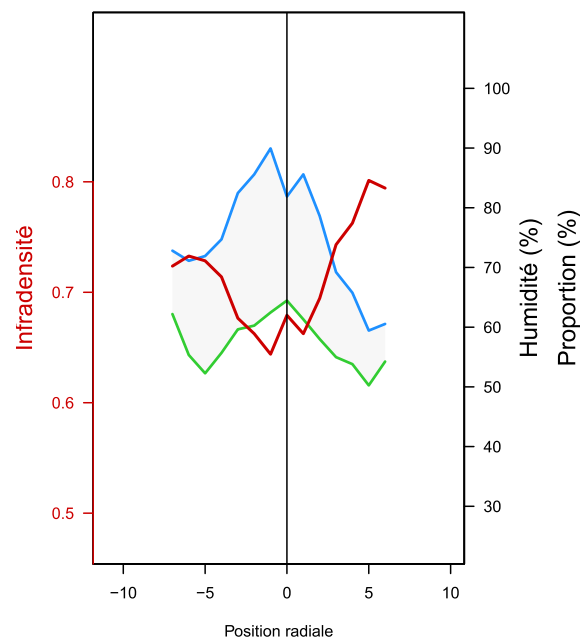
Cim09 – R2 900cm Tronc



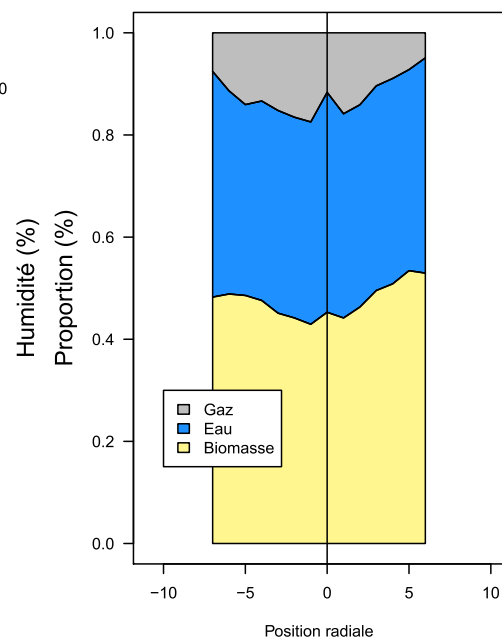
Cim09 – R2 900cm Tronc



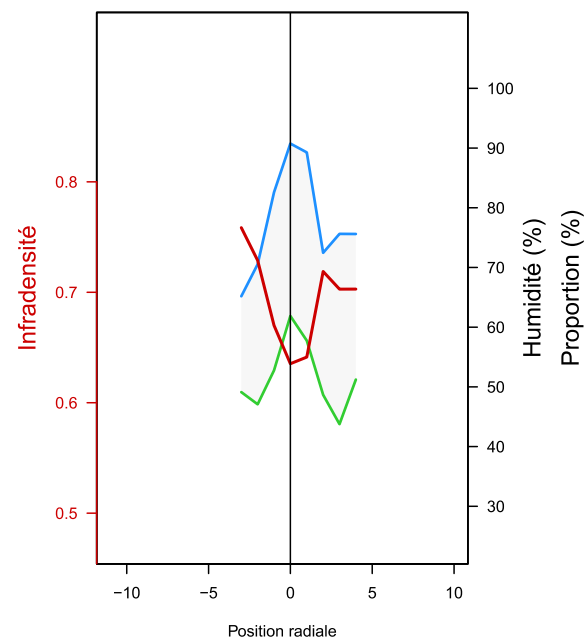
Cim09 – R3 2100cm Tronc



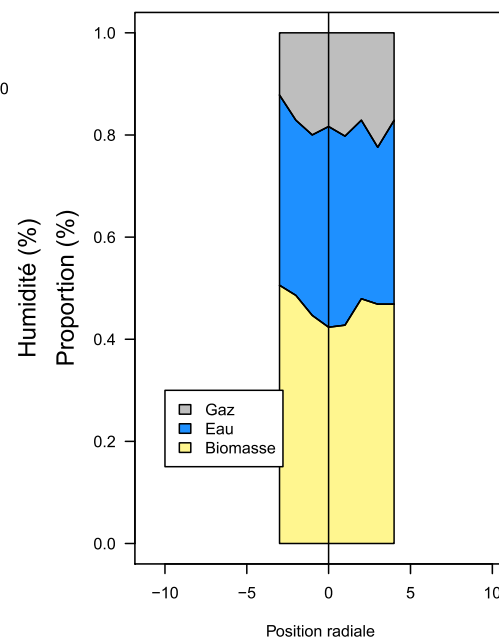
Cim09 – R3 2100cm Tronc



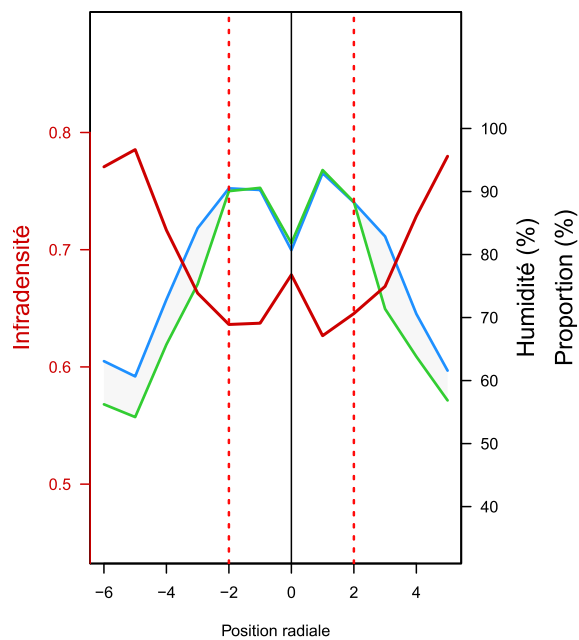
Cim09 – R4 2365cm Couronne



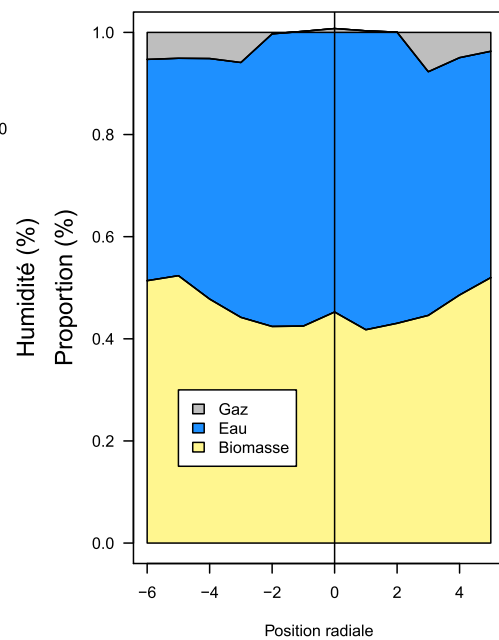
Cim09 – R4 2365cm Couronne



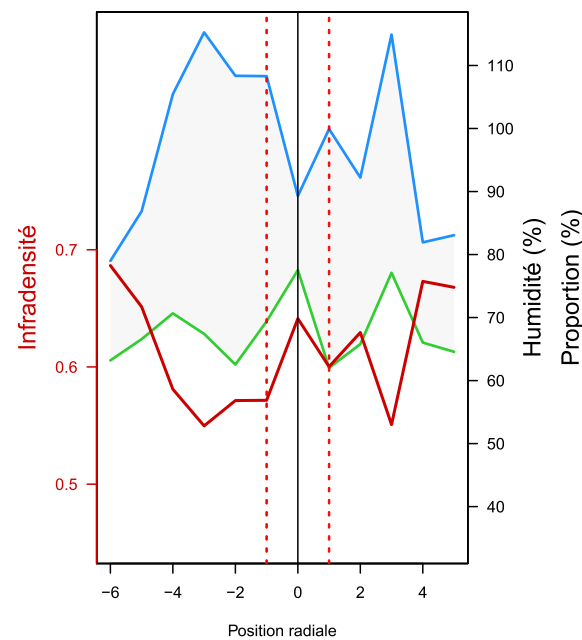
Cim10 – R1 130cm Tronc



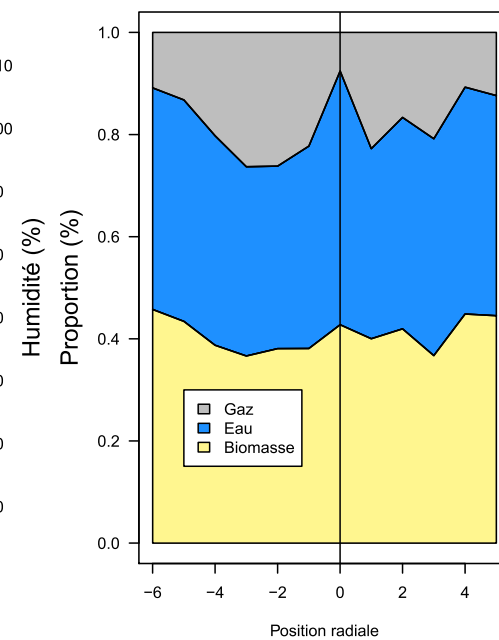
Cim10 – R1 130cm Tronc



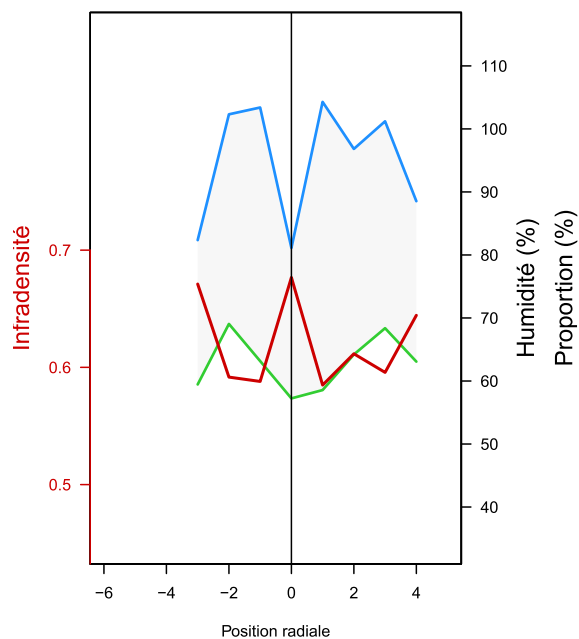
Cim10 – R2 600cm Tronc



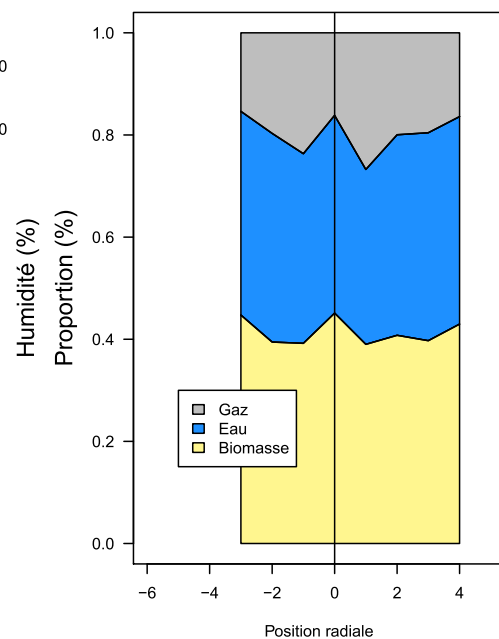
Cim10 – R2 600cm Tronc

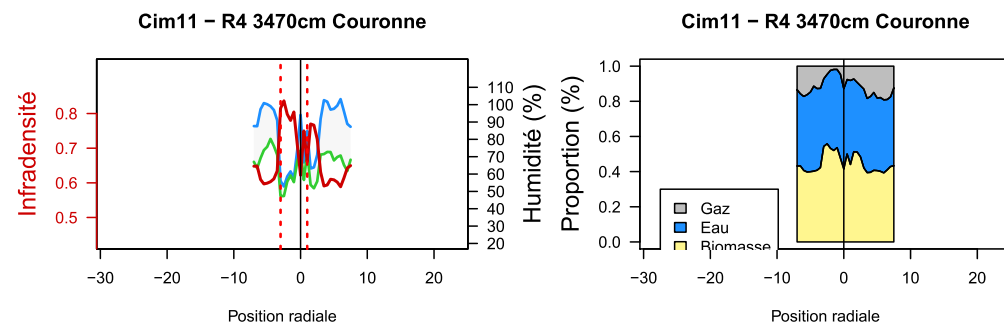
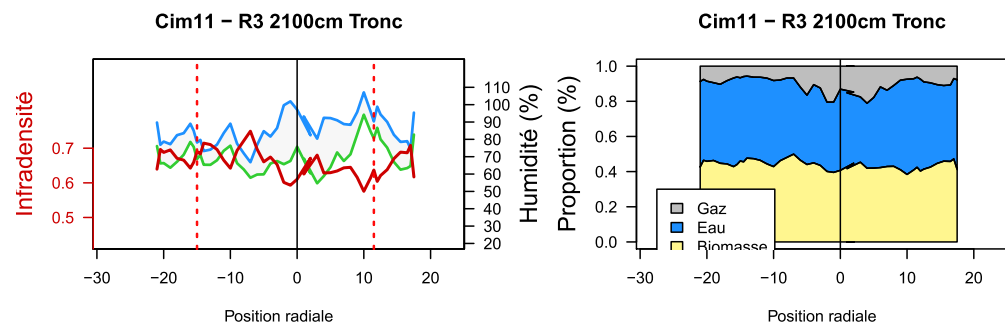
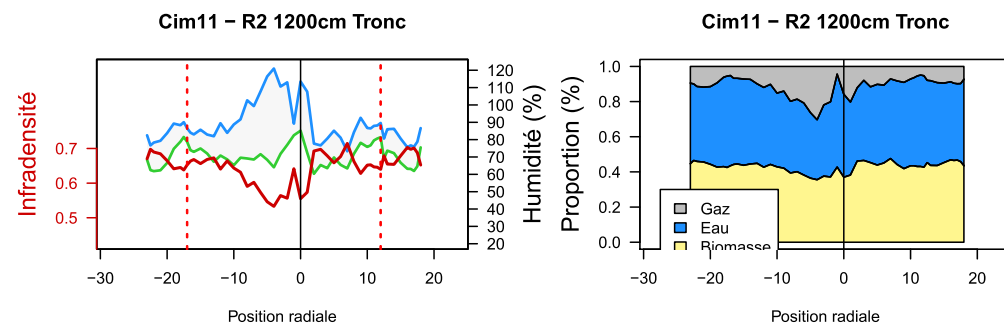
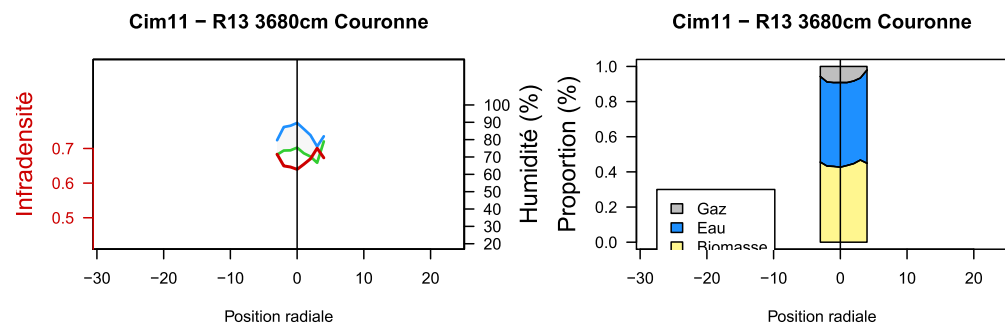
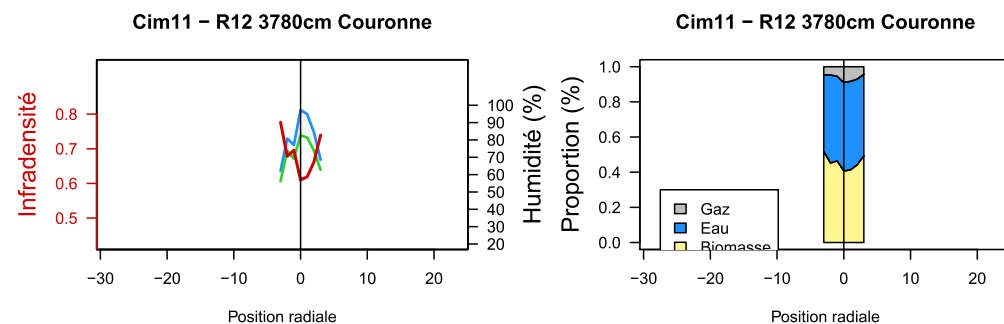
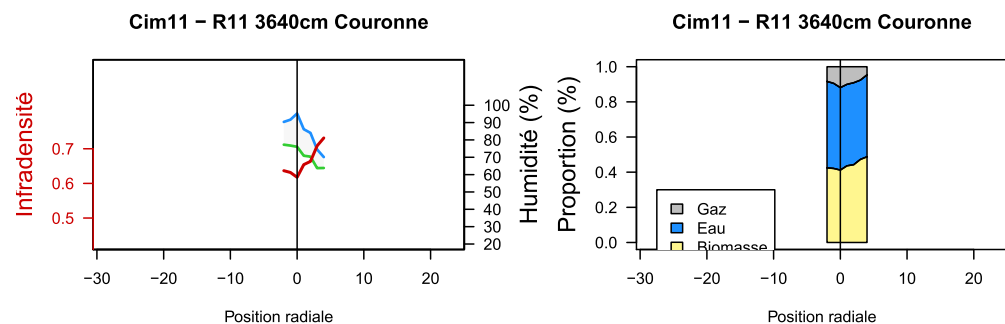
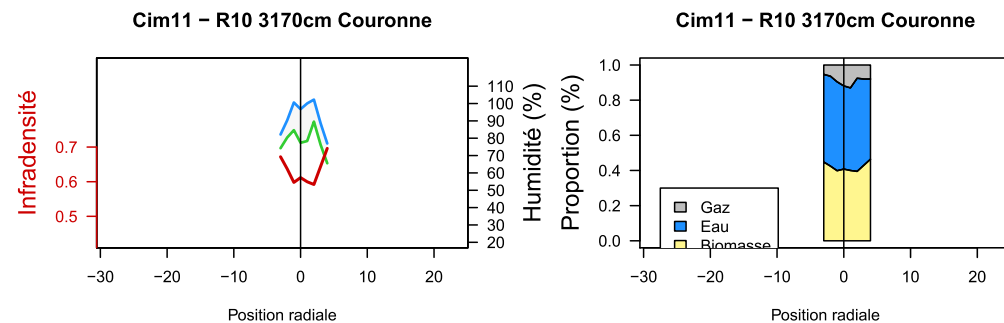
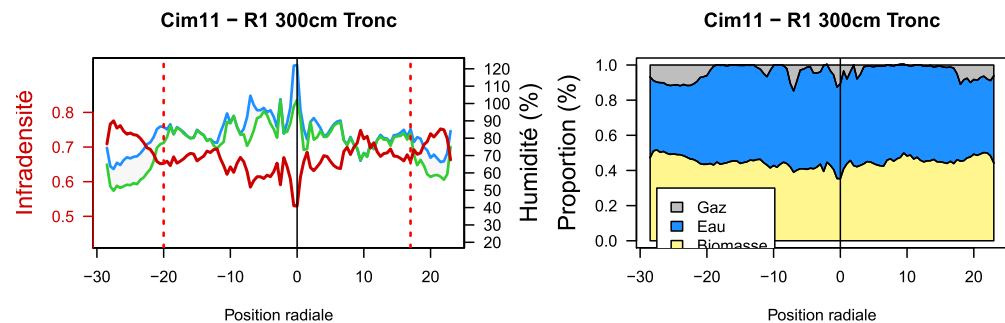


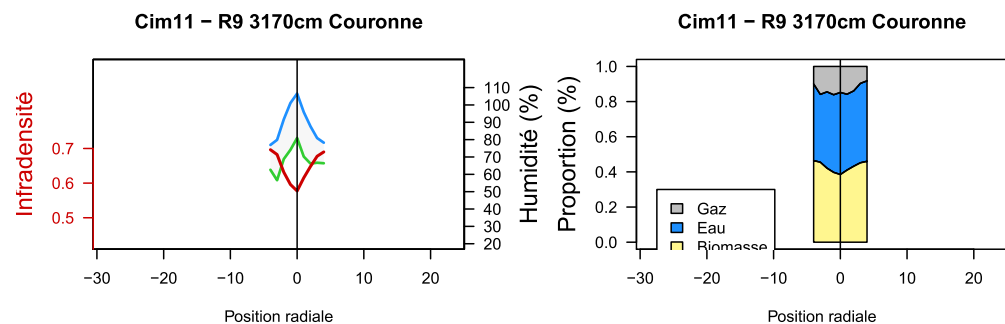
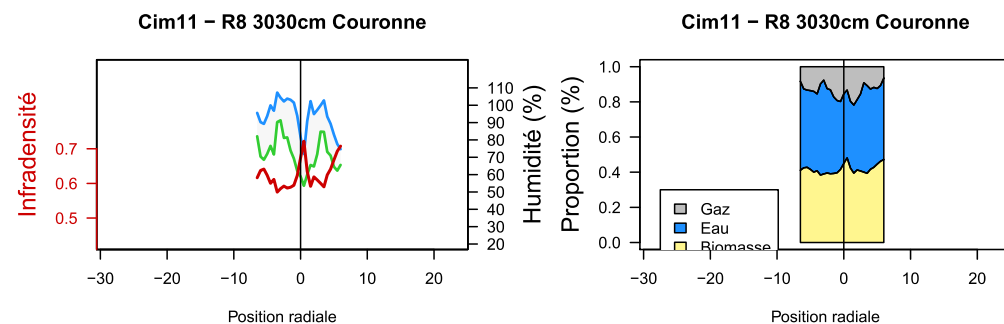
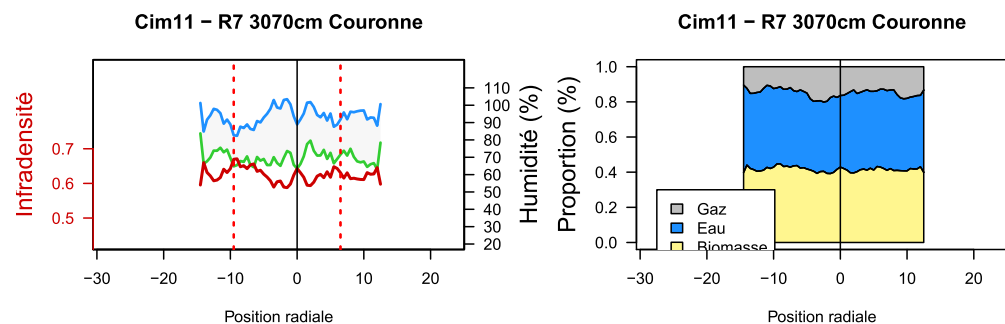
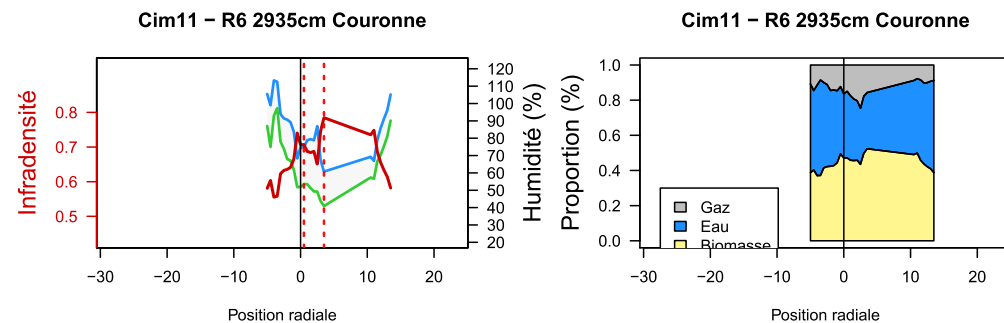
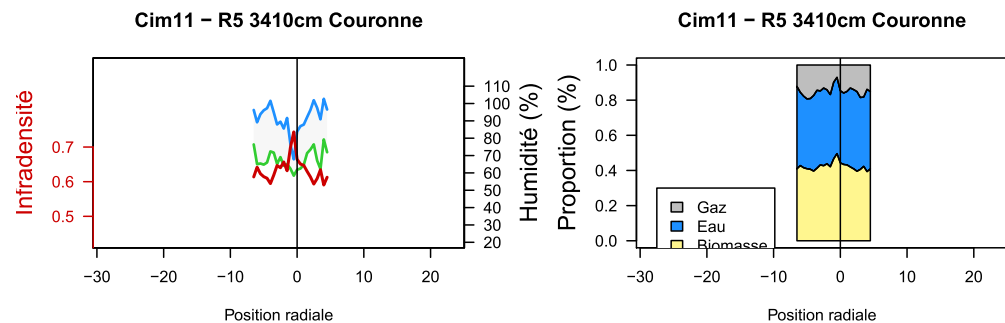
Cim10 – R3 910cm Tronc

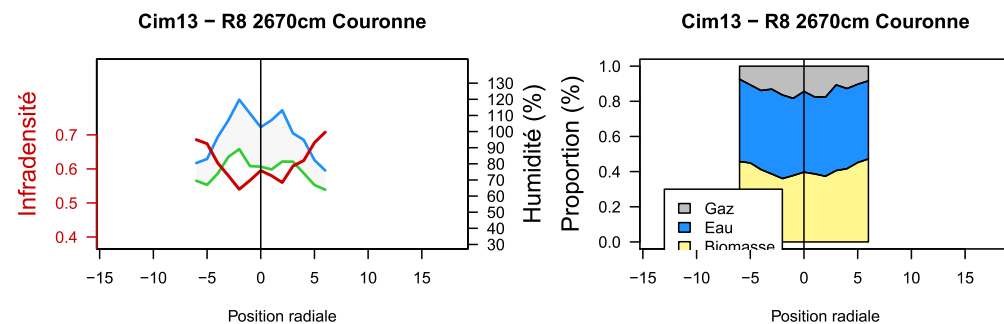
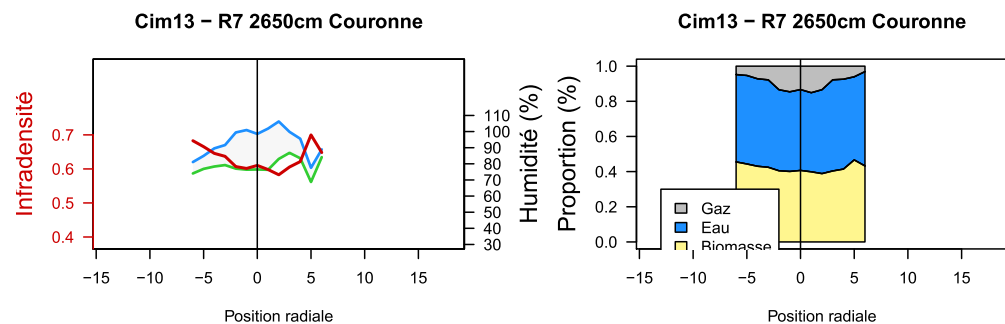
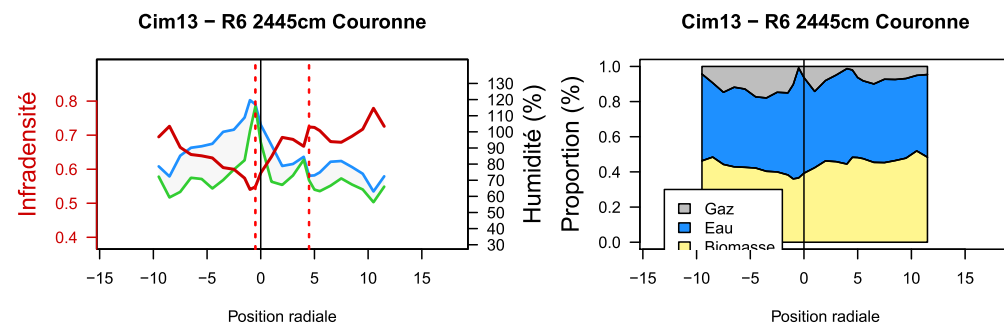
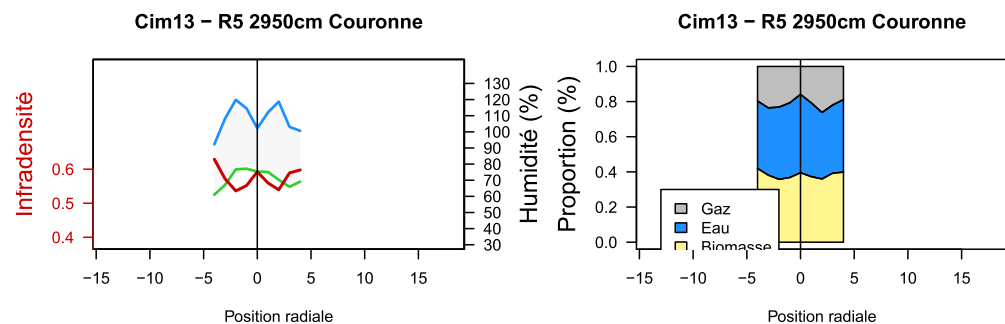
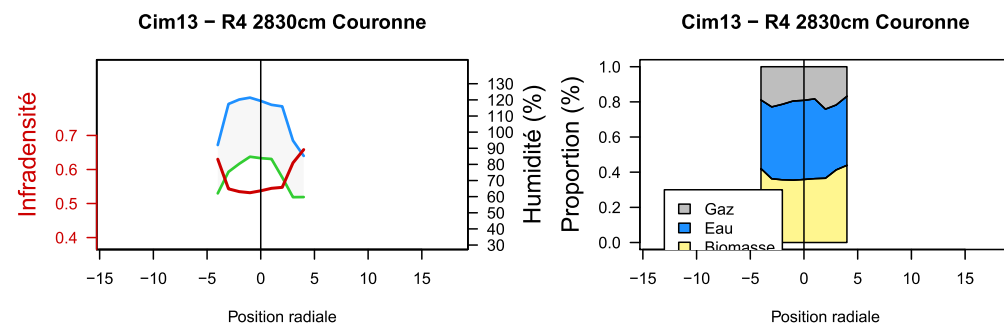
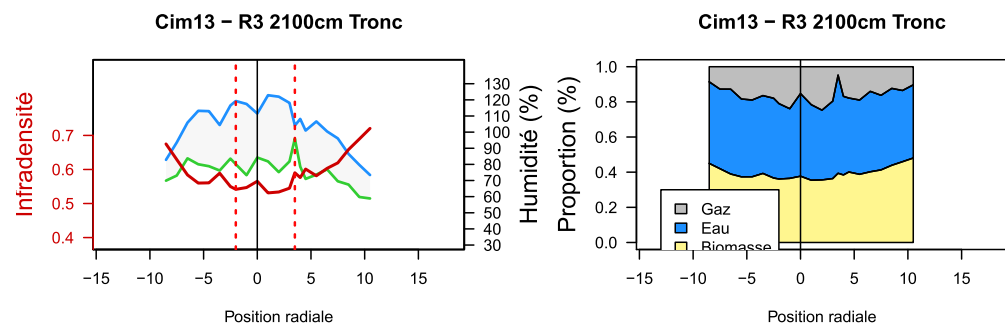
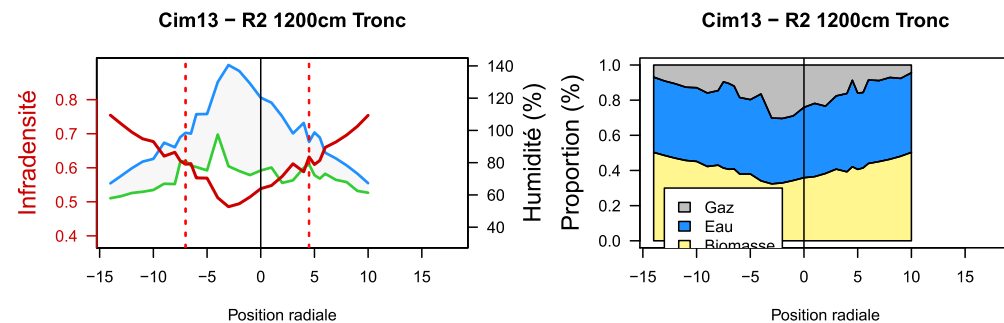
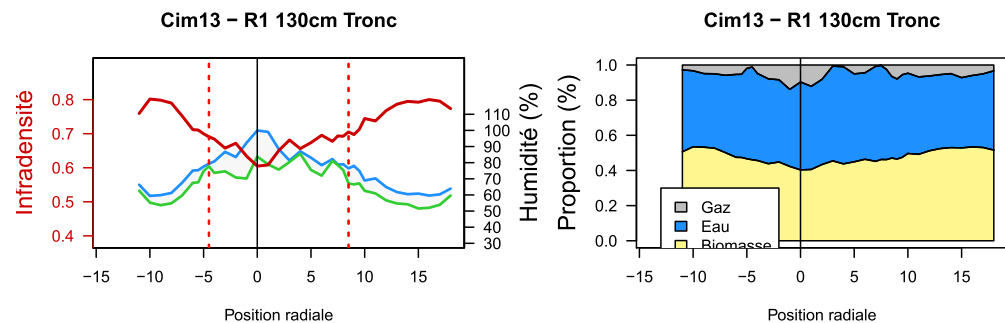


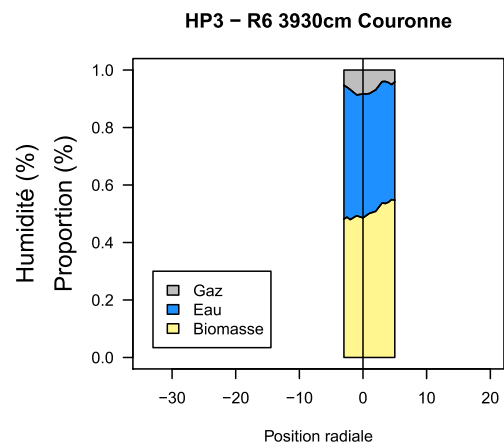
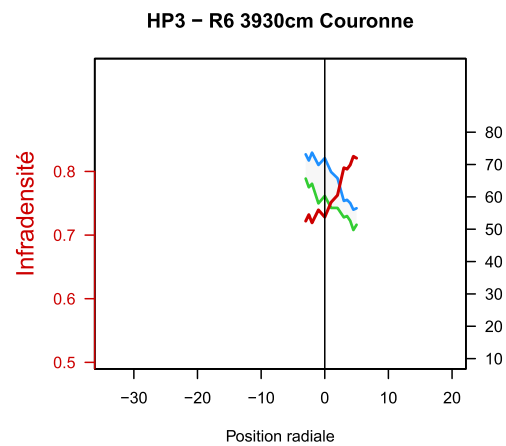
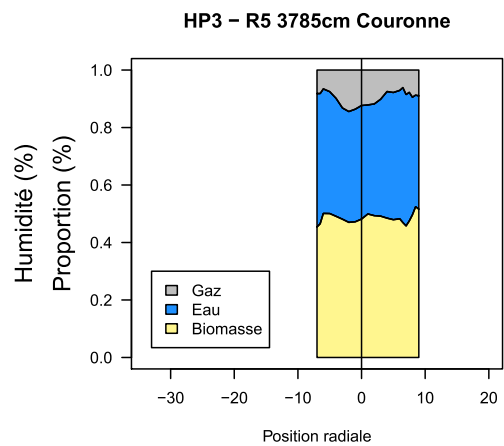
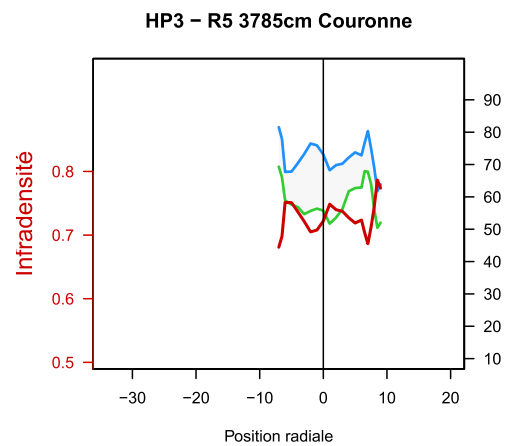
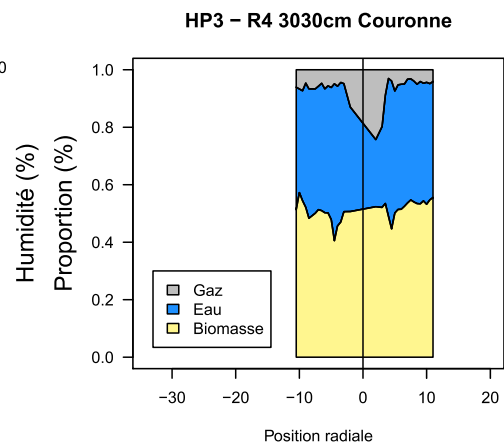
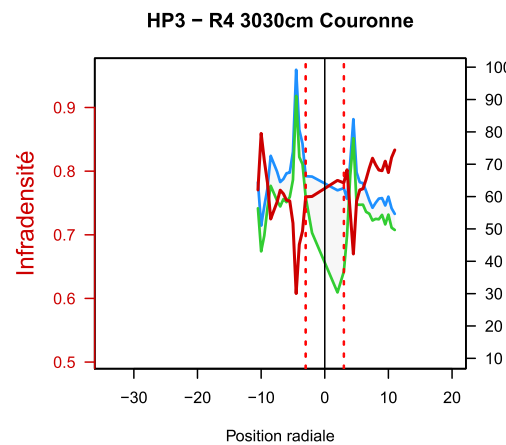
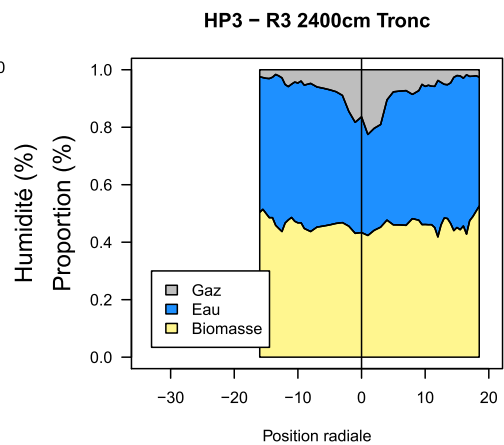
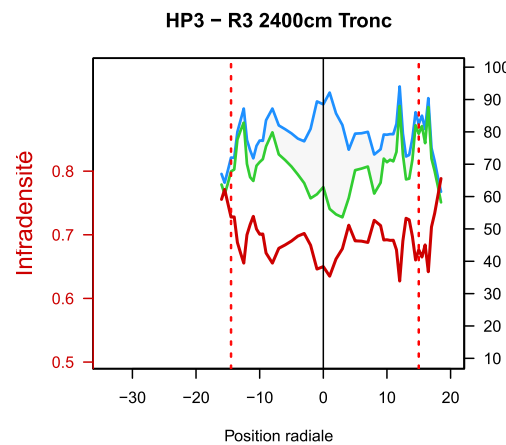
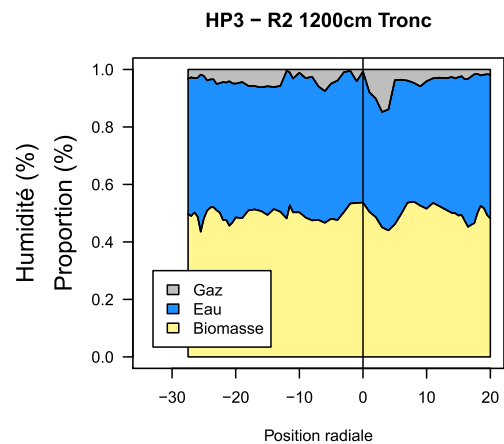
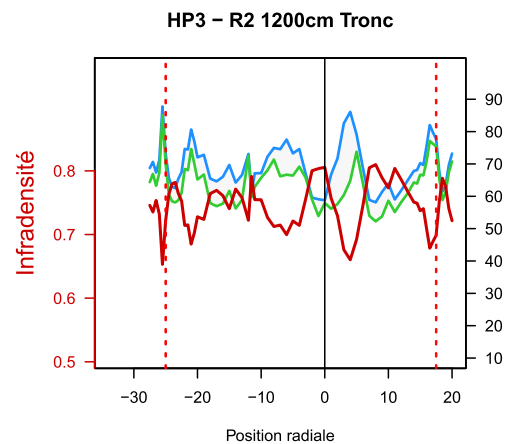
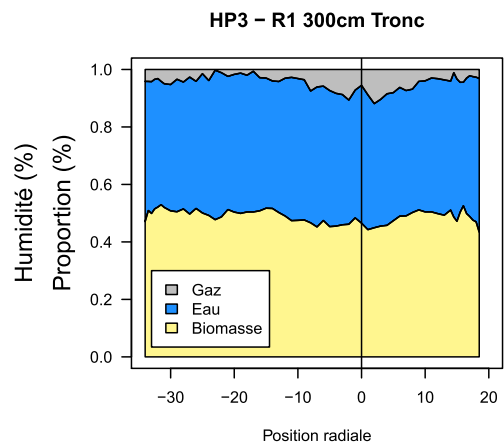
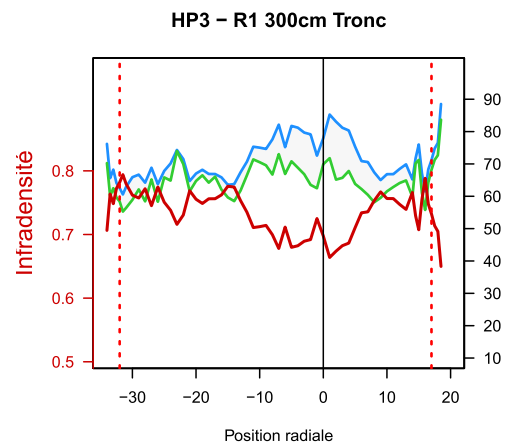
Cim10 – R3 910cm Tronc







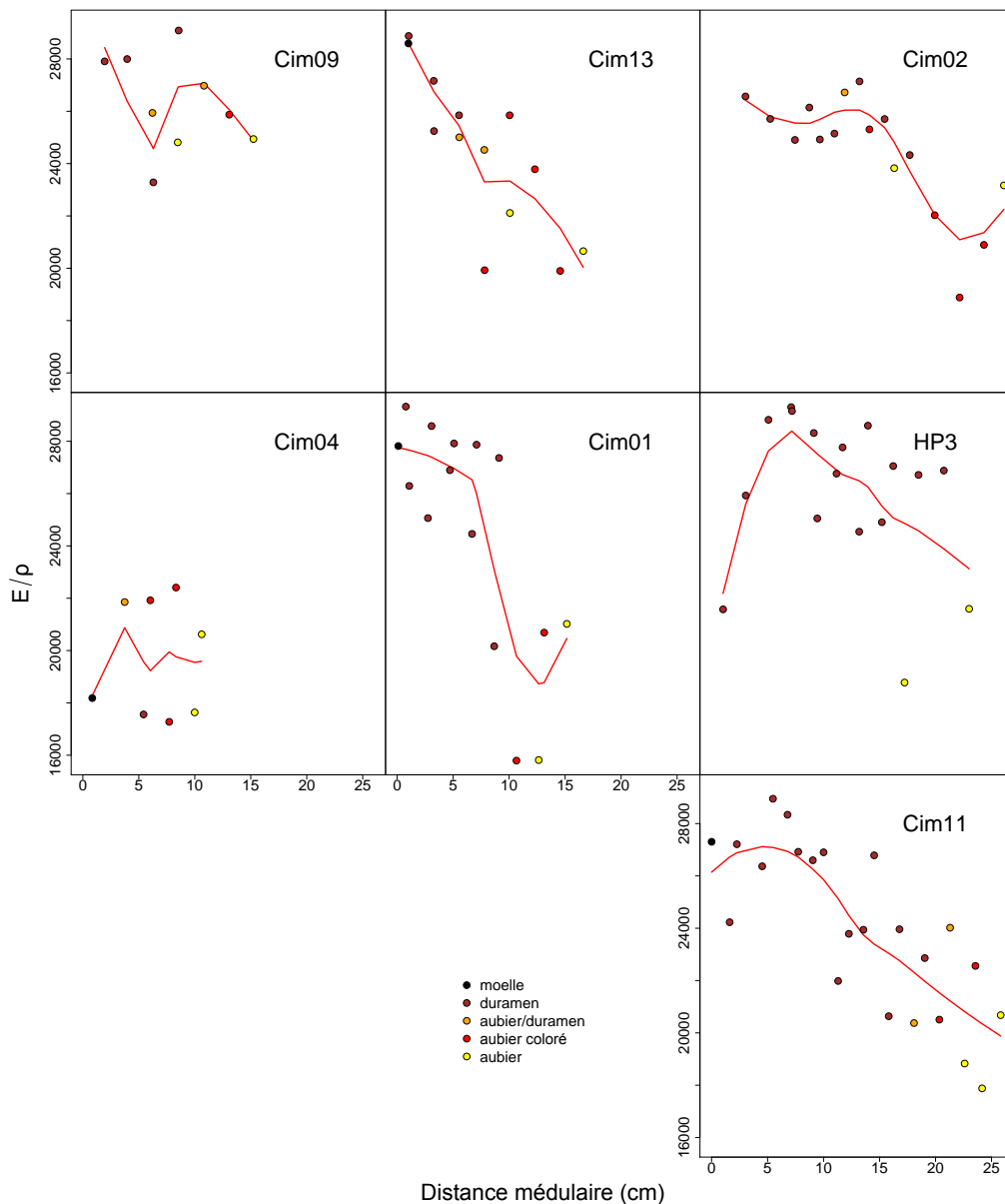




III. Annexe 3 : Etude de la variation du module d'élasticité spécifique chez l'Angélique

Profil radial du module d'élasticité spécifique (E/ρ)

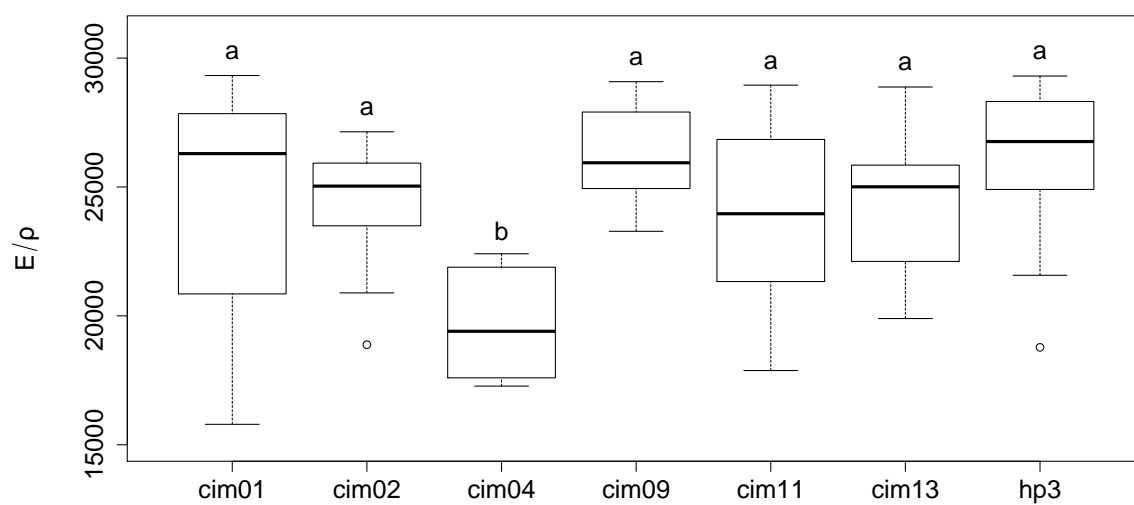
En fonction de l'individu considéré, le patron de variation du module d'élasticité spécifique (E/ρ) peut être différent (Figure ci-dessous). Les plus petits arbres (i.e. Cim09 et Cim04) présentent très peu de variations le long du rayon, alors que les arbres de taille supérieure présente un E/ρ décroissant de la moelle vers l'écorce à l'exception des arbres HP3 et Cim11 qui présentent d'abord une augmentation dans les premiers centimètres après la moelle suivie par une décroissance en direction de l'écorce. Pour ces deux arbres, E/ρ maximal est atteint à environ 7 cm de la moelle.



Le profil radial du module d'élasticité spécifique.

La droite rouge est une régression polynomiale locale. Toutes les données sont présentées en valeurs absolues de distance médullaire.

Variabilité inter-individuelle du module d'élasticité spécifique



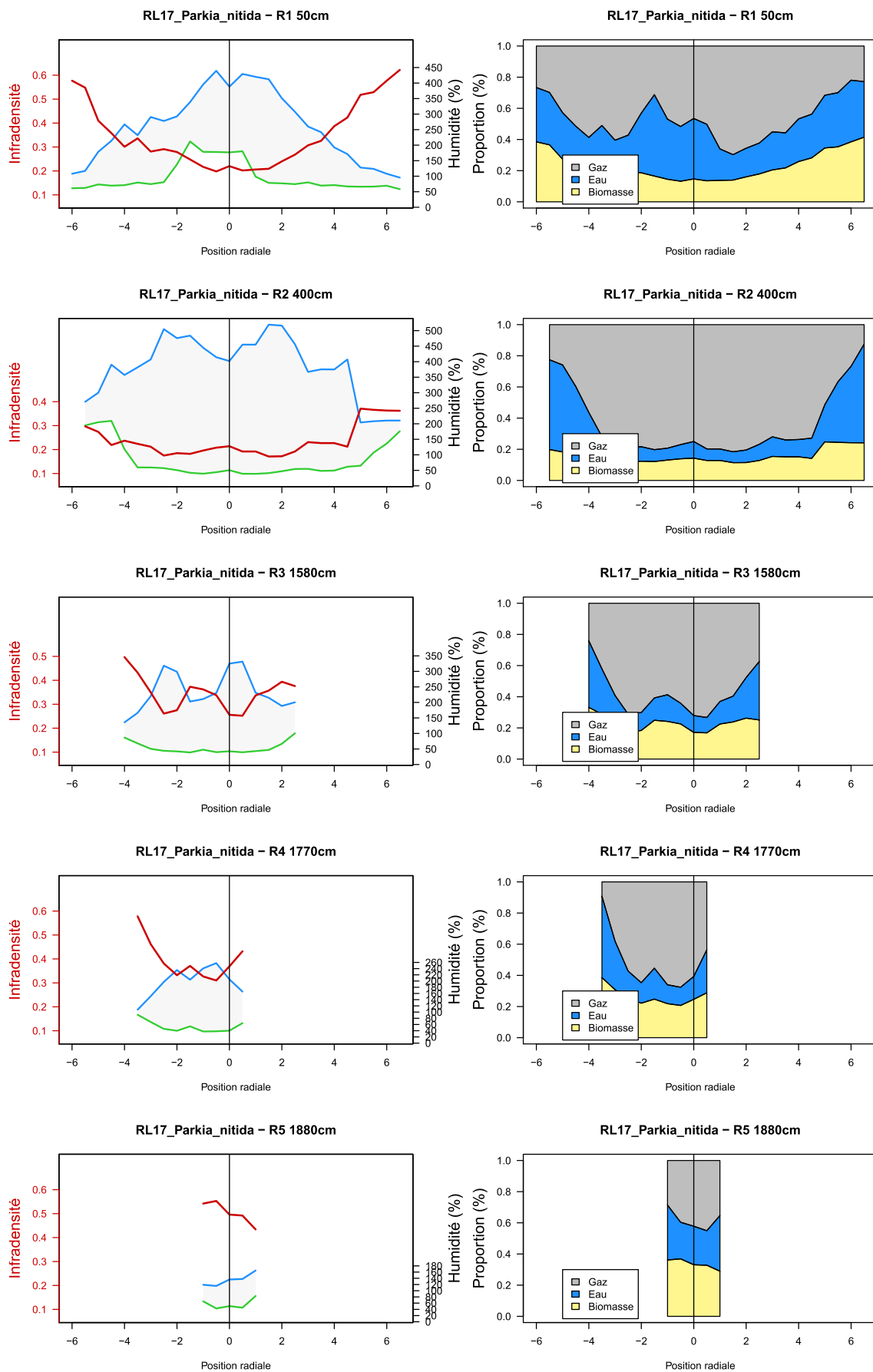
Variation inter-individuelle du module d'élasticité spécifique.

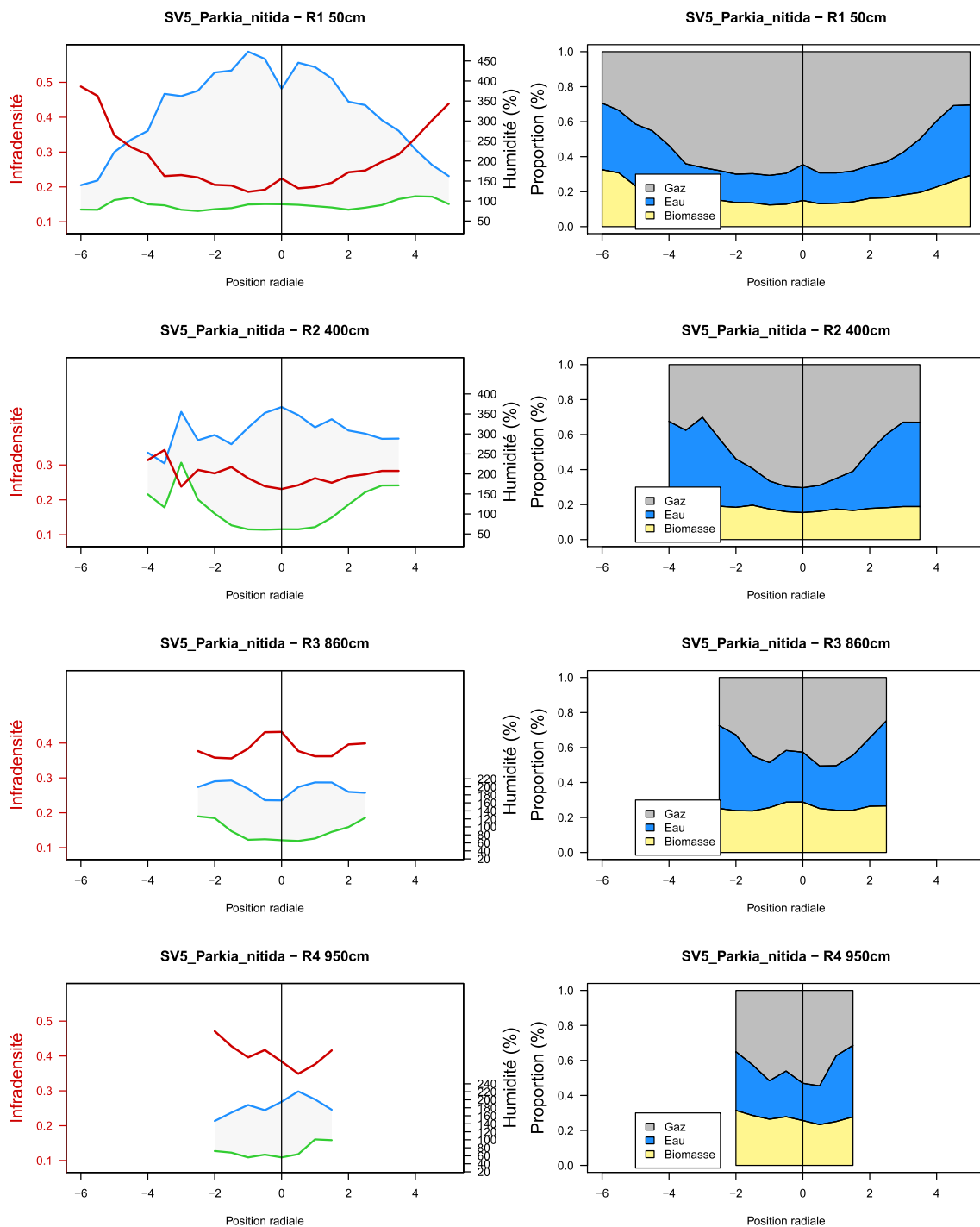
Les lettres correspondent aux groupements établis par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 20.38$, ddl = 6, p-v = 0.002).

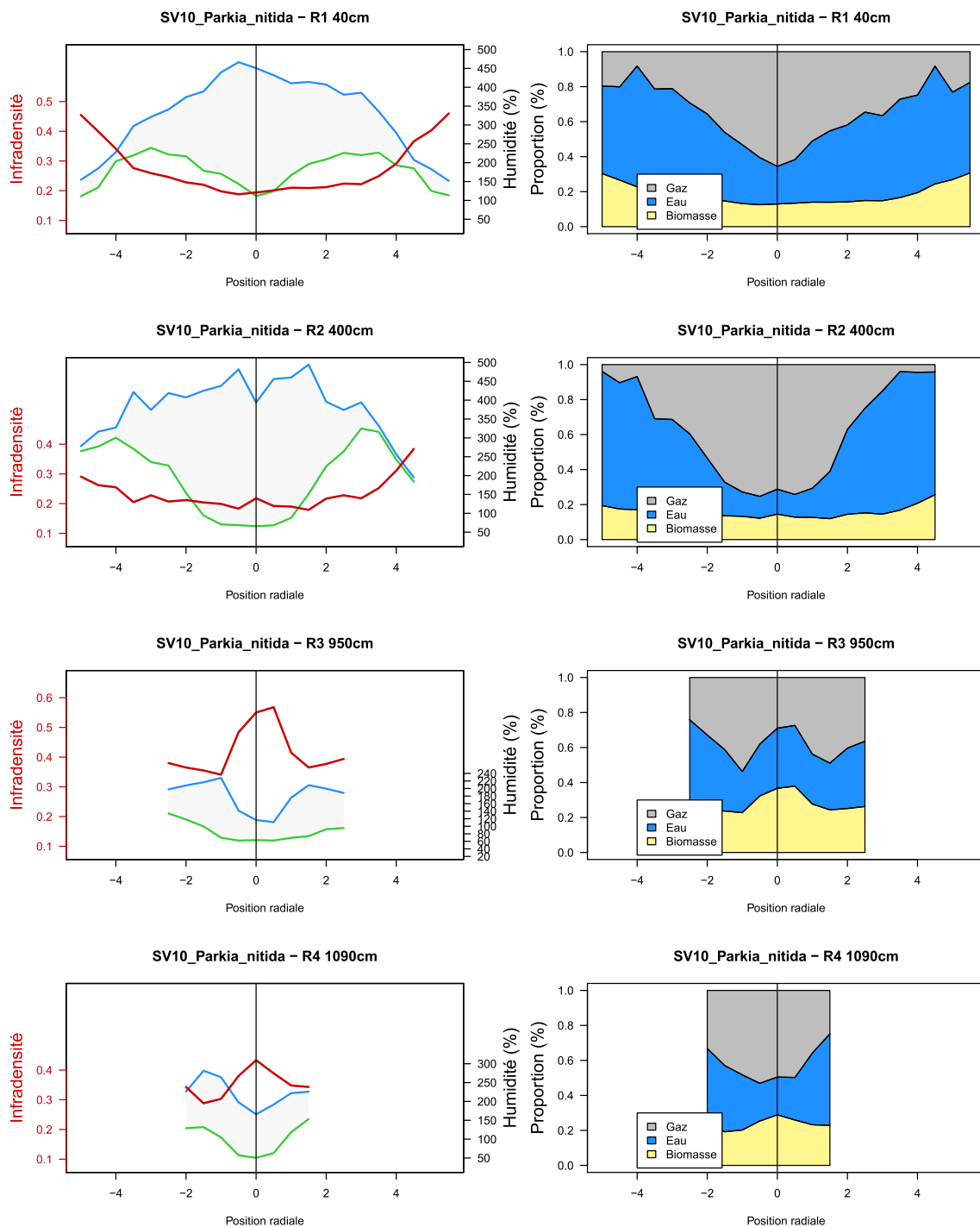
On note une différence significative de E/ρ seulement pour l'arbre Cim04 qui a un E/ρ significativement plus faible que tous les autres arbres.

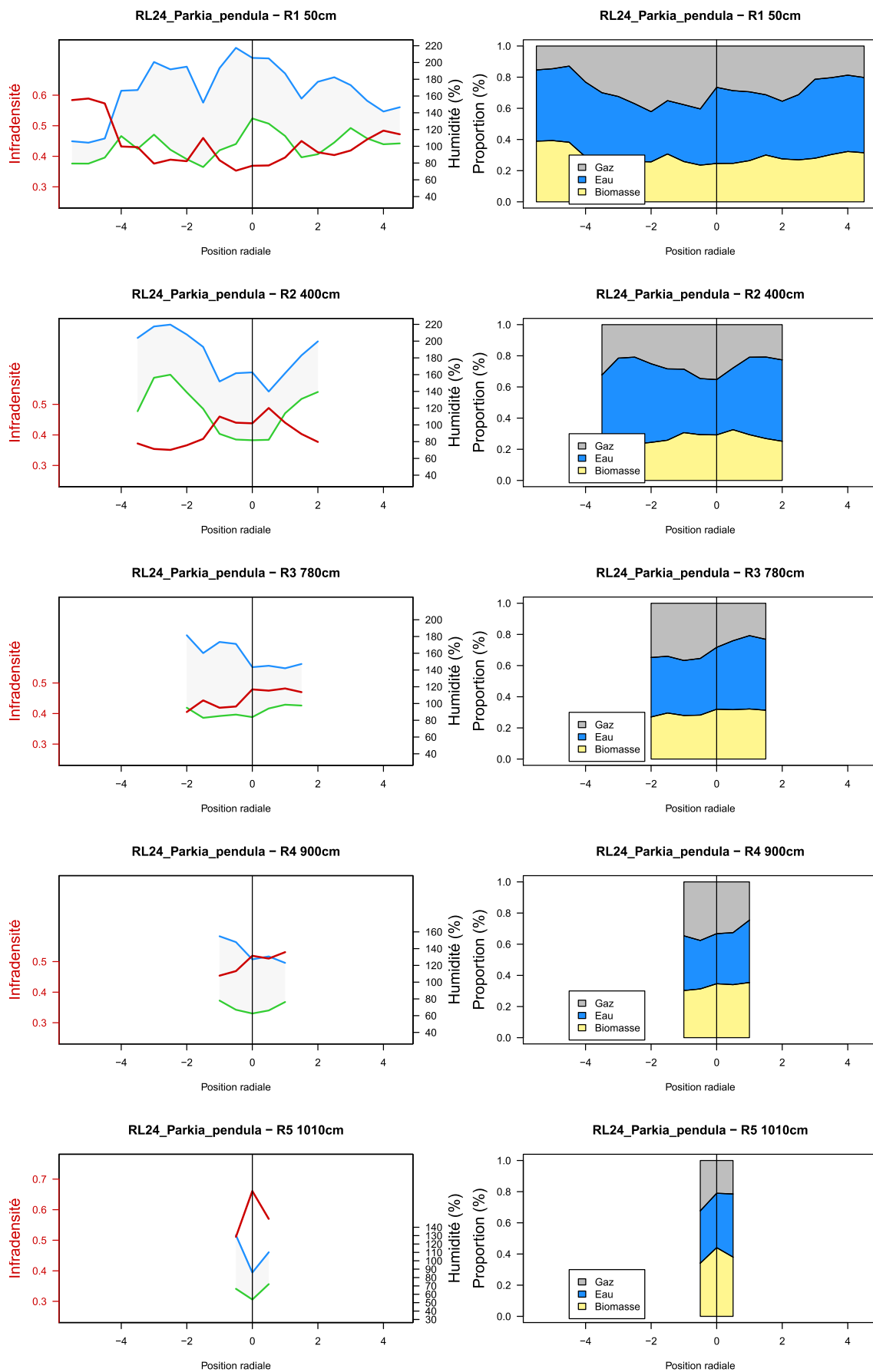
IV. Annexe 4 : Profils radiaux d'infradensité et de proportions de biomasse, d'eau et de matière ligneuse chez les Légumineuses échantillonnées.

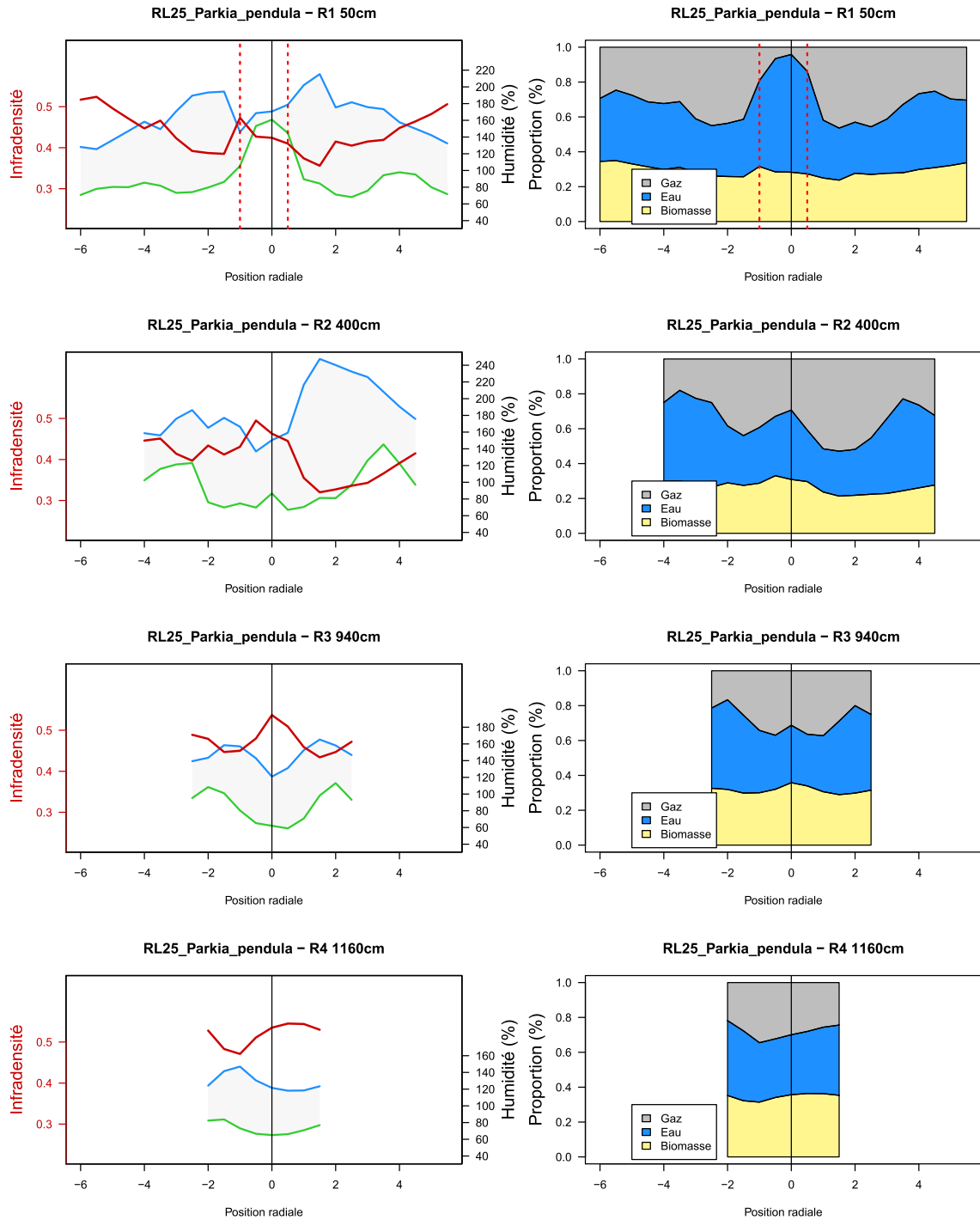
L'infradensité (rouge) est représentée avec les taux d'humidité du bois vert (vert) et saturé (bleu). L'individu et la hauteur sont mentionnés dans le titre de chaque graphique.

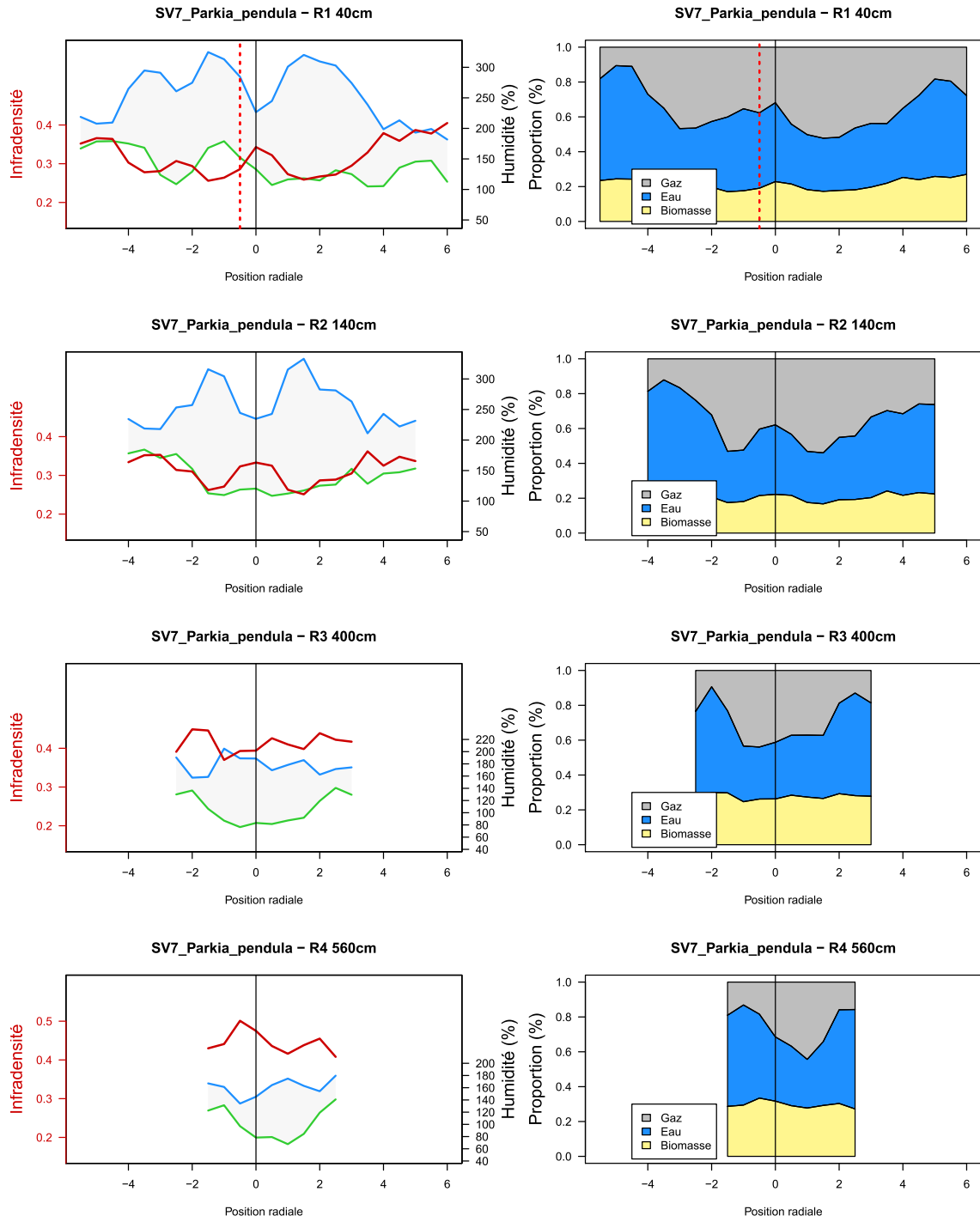


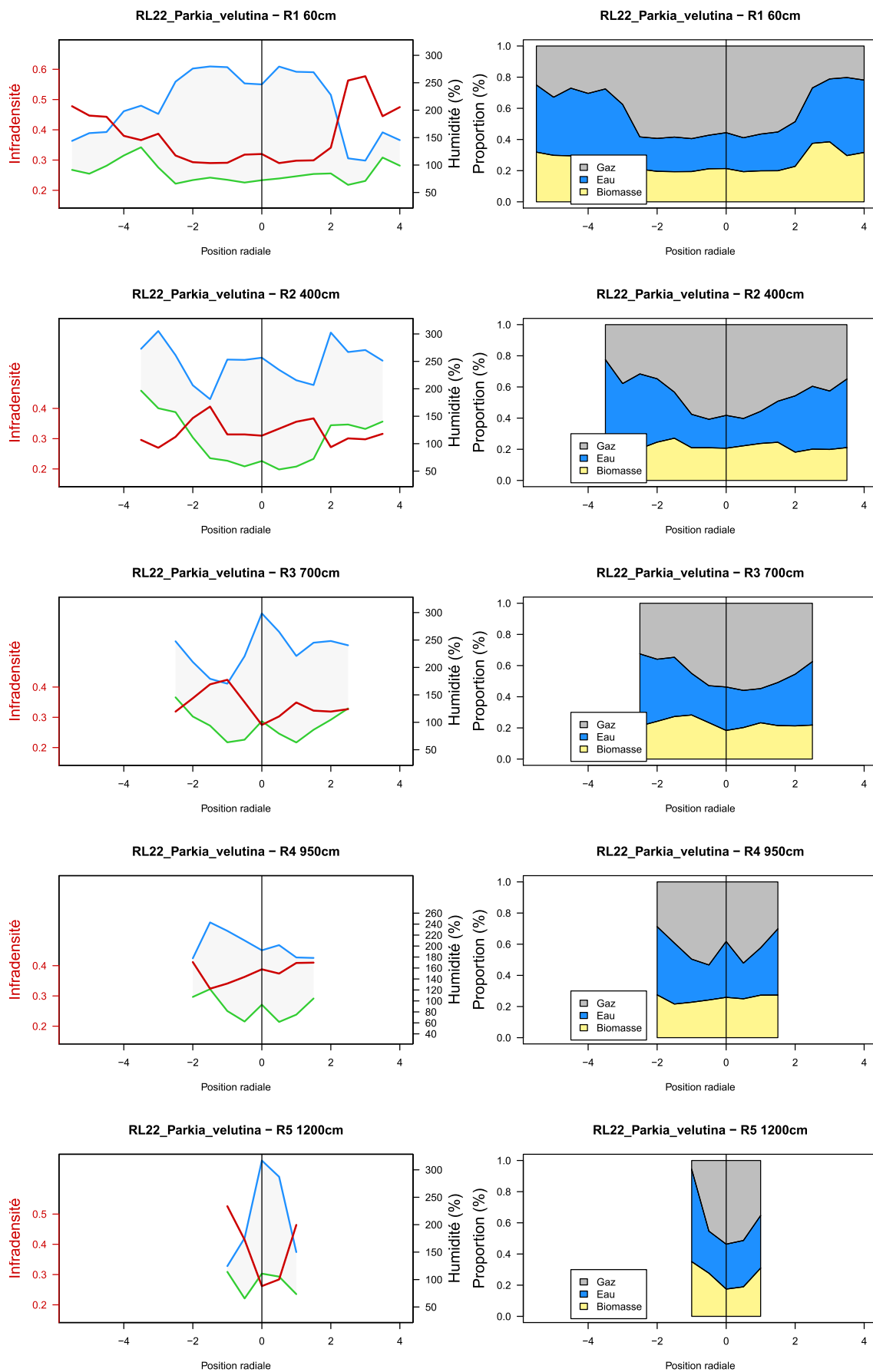


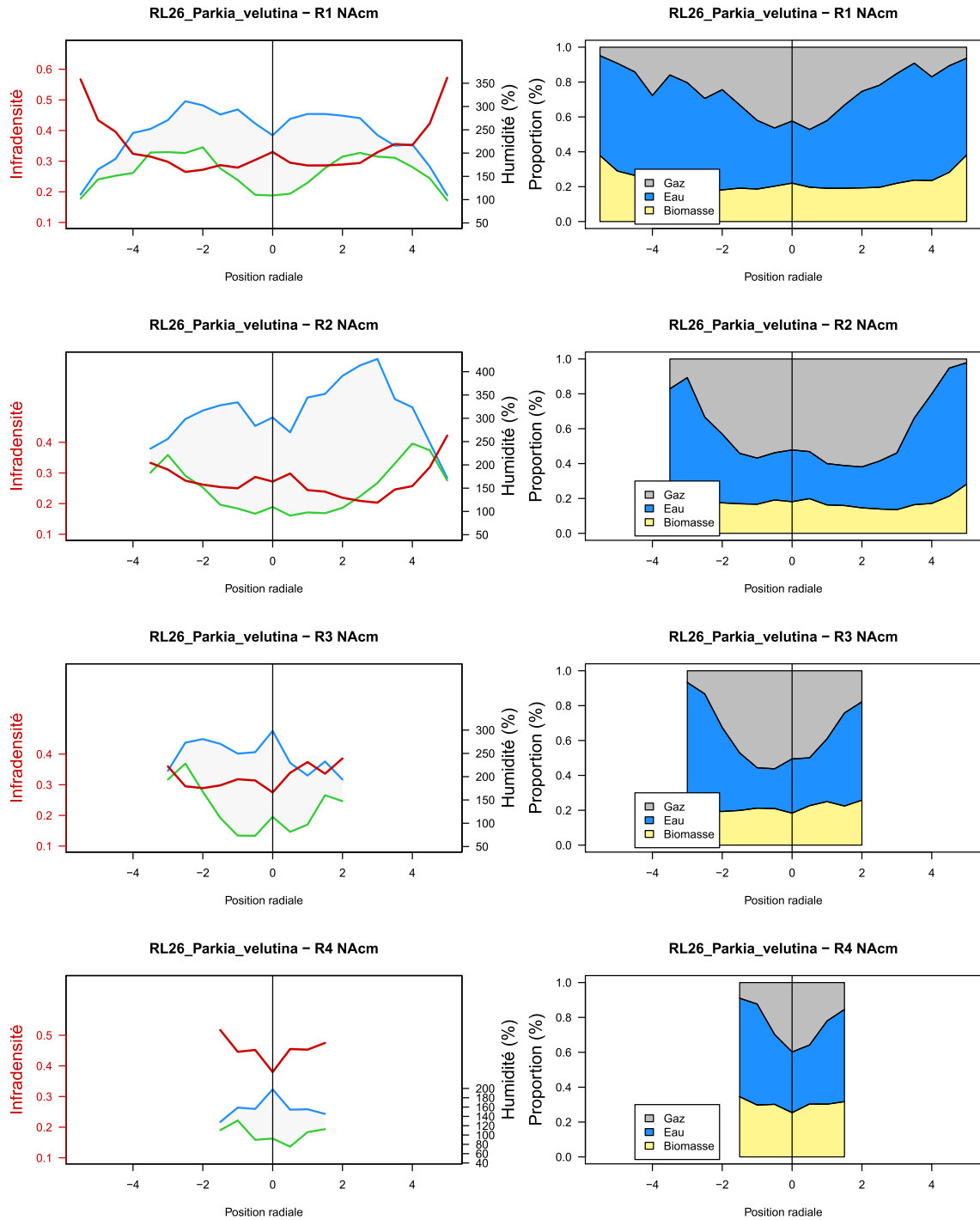


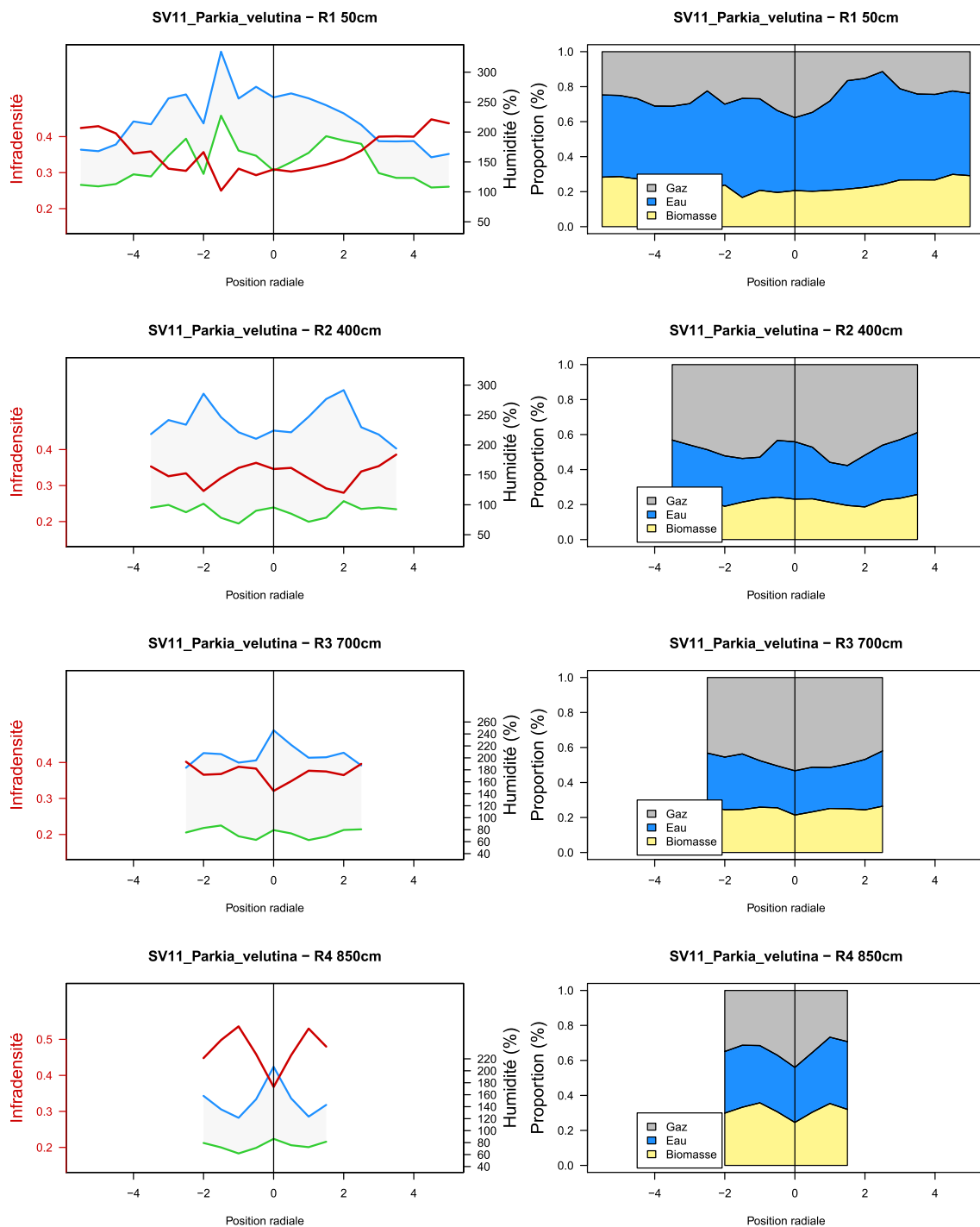


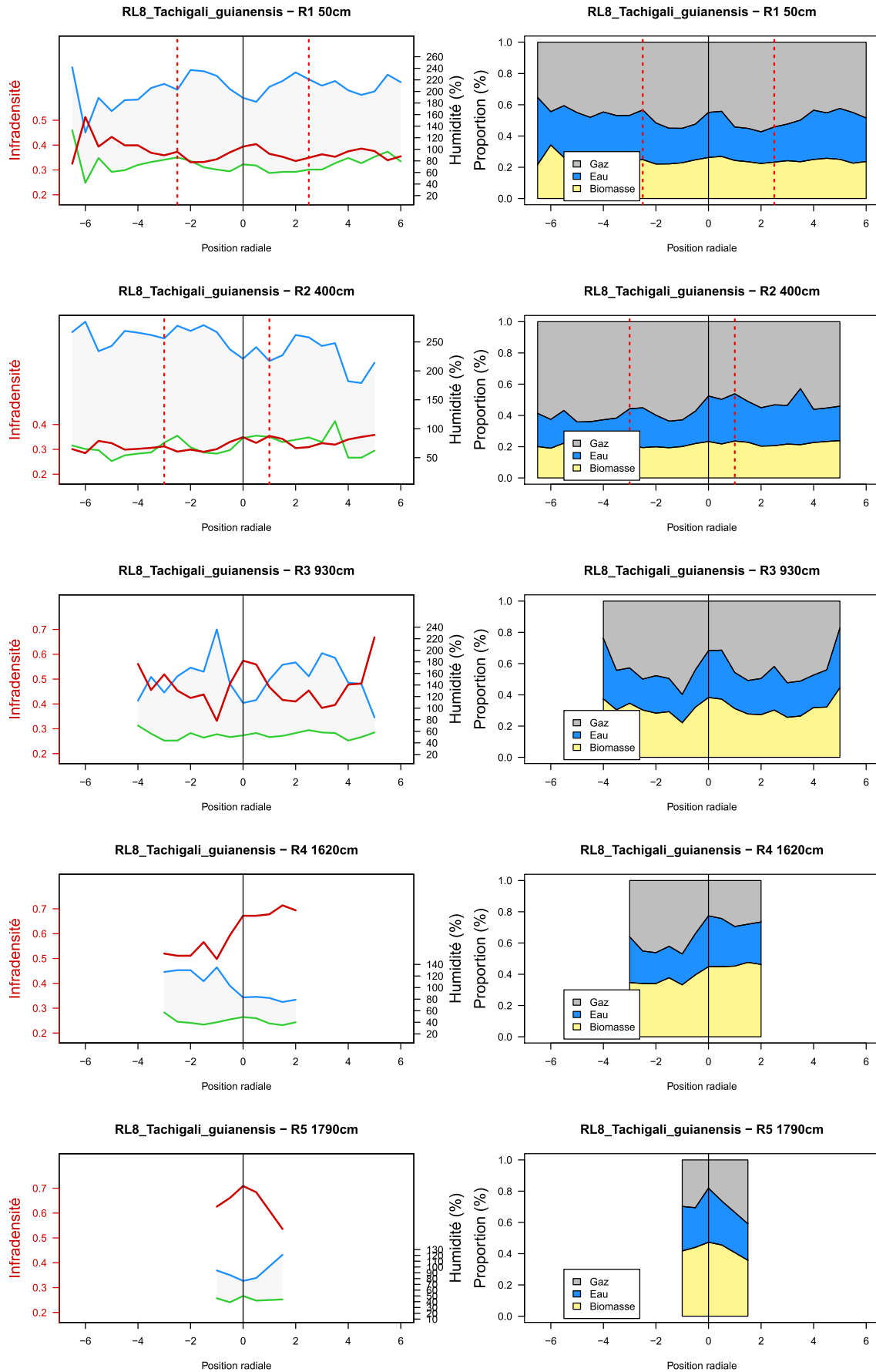


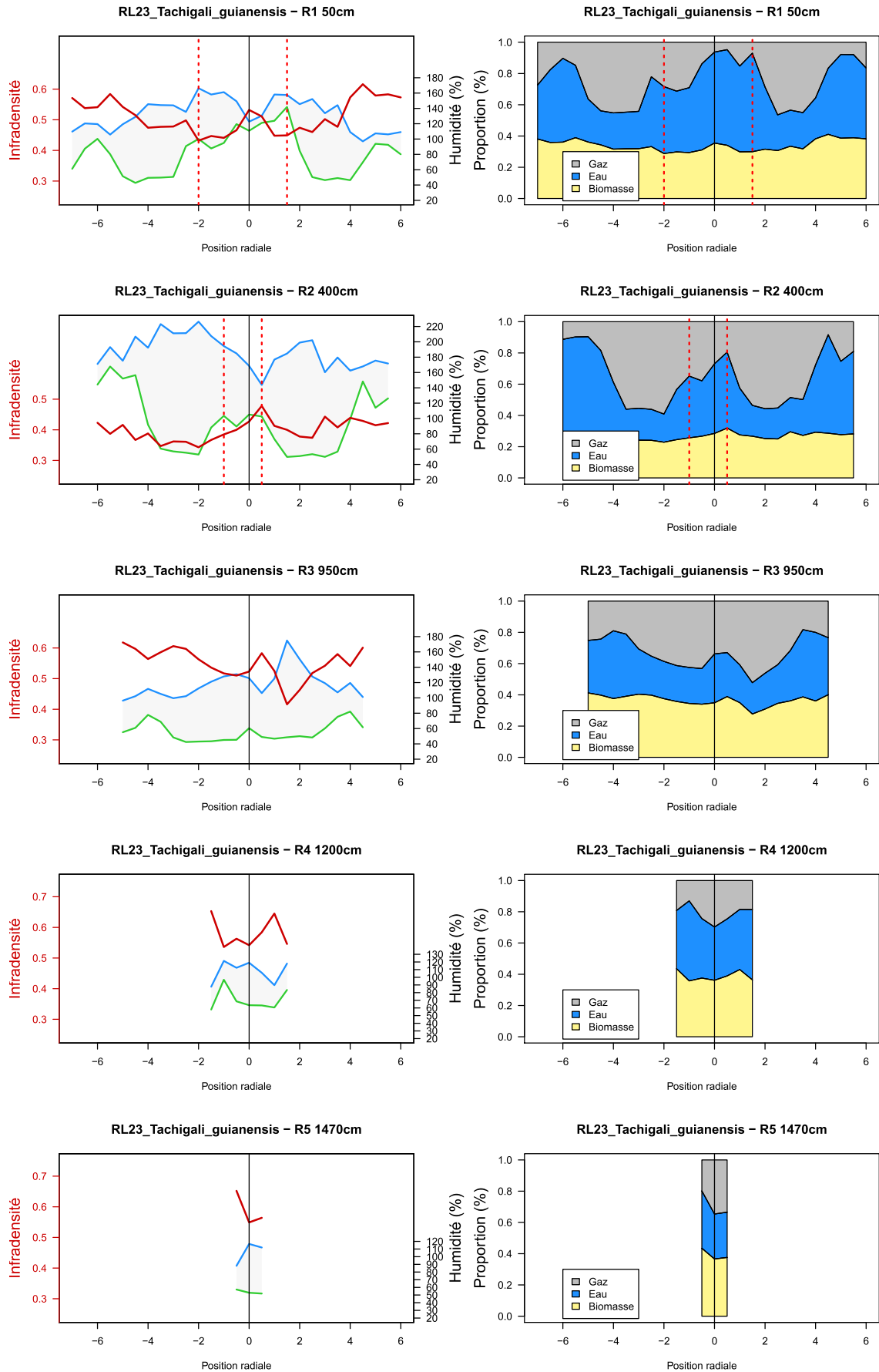


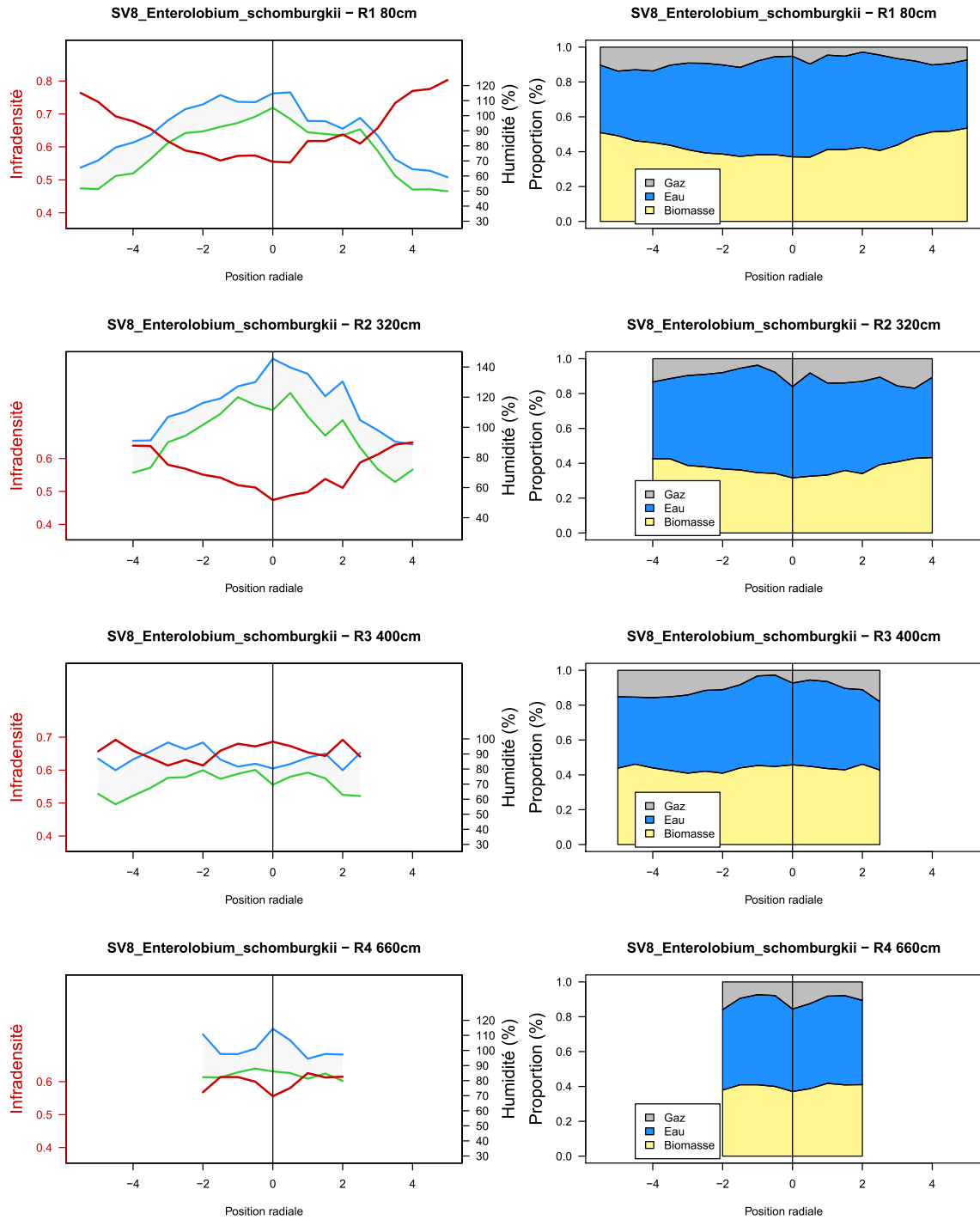


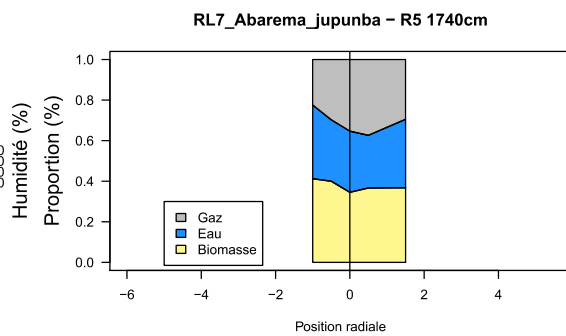
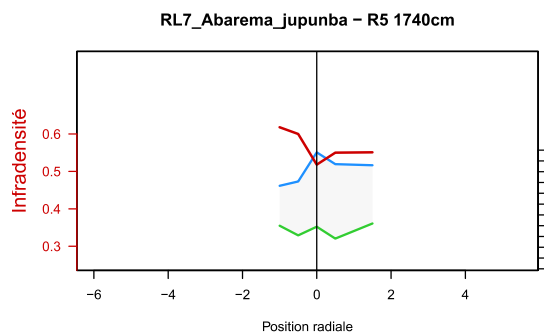
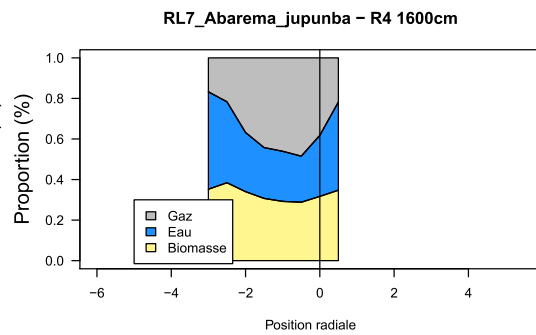
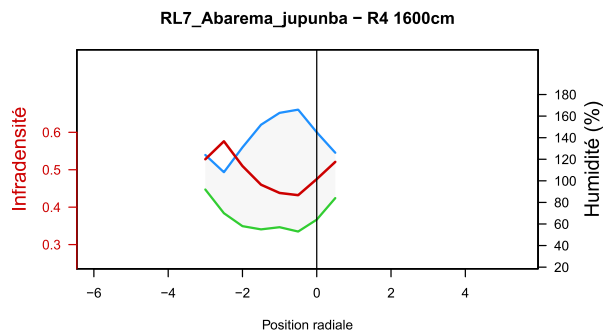
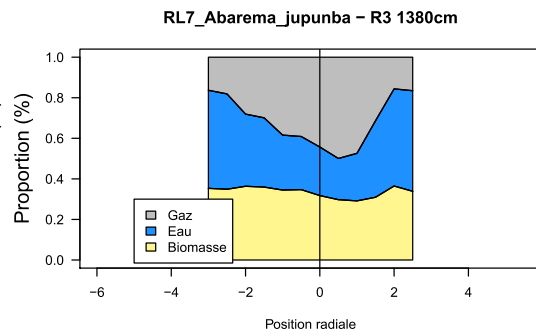
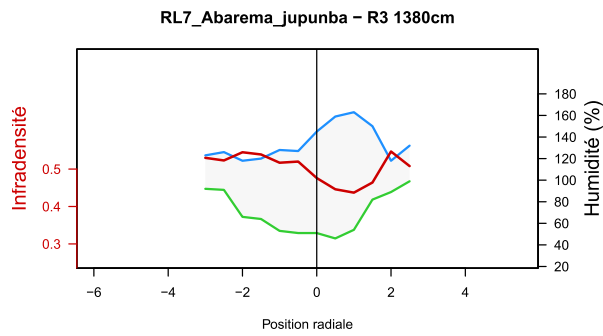
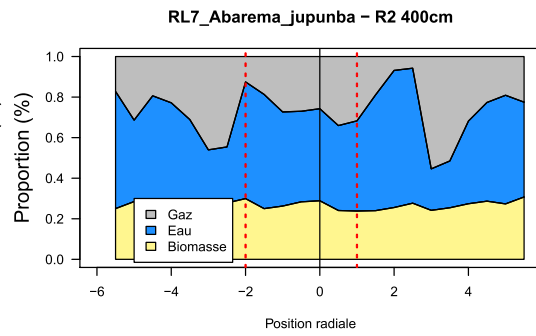
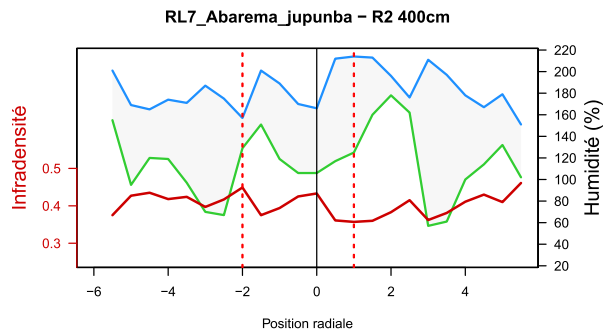
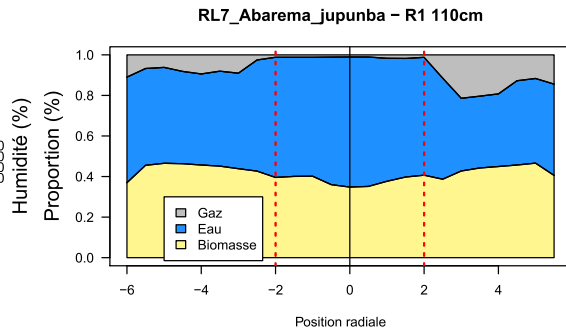
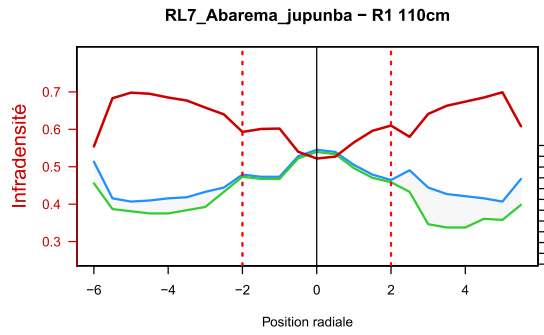


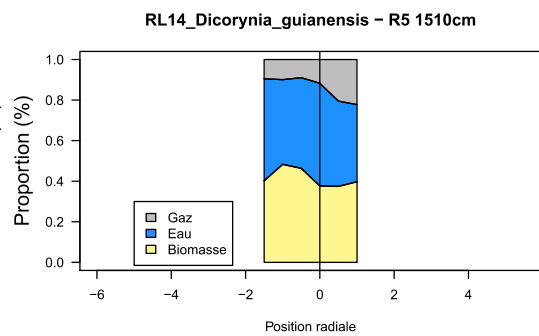
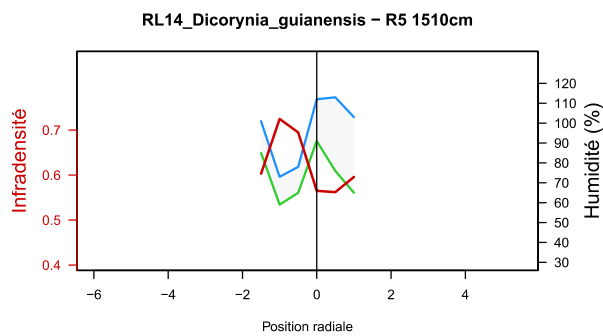
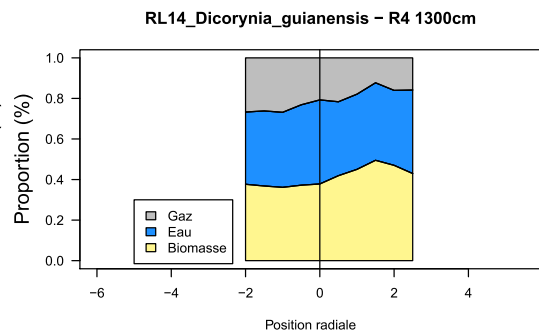
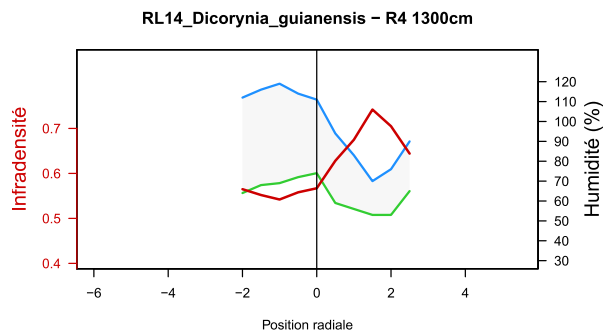
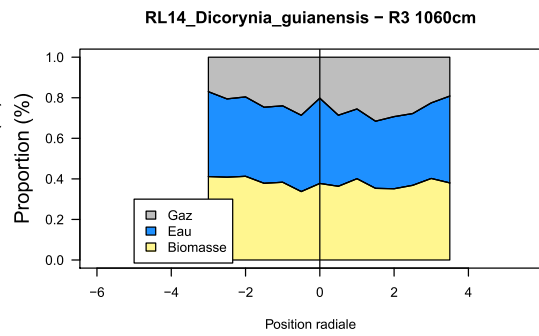
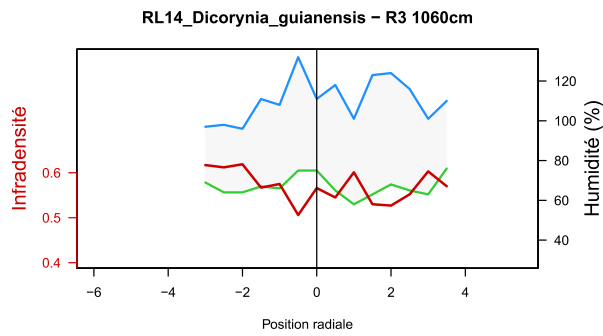
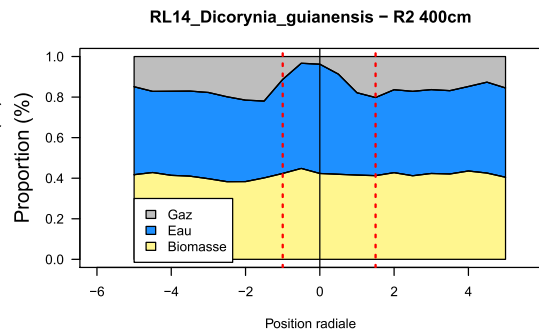
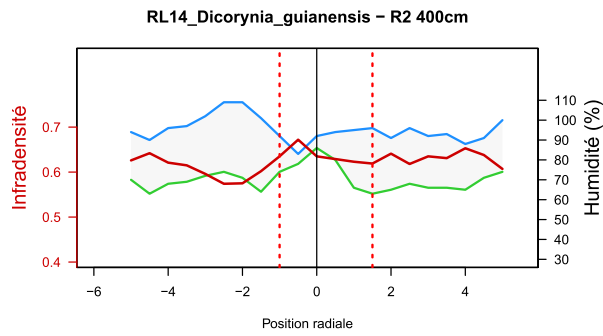
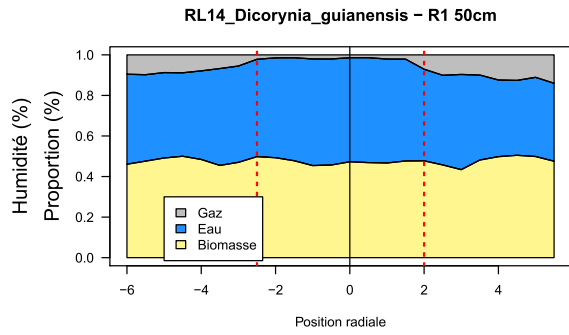
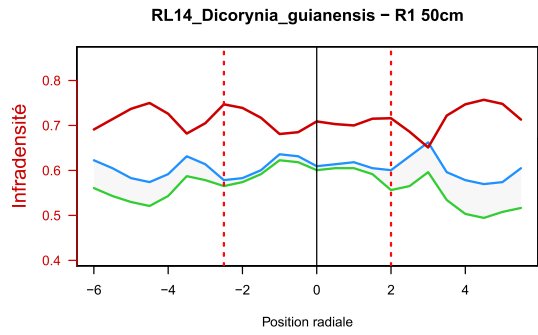


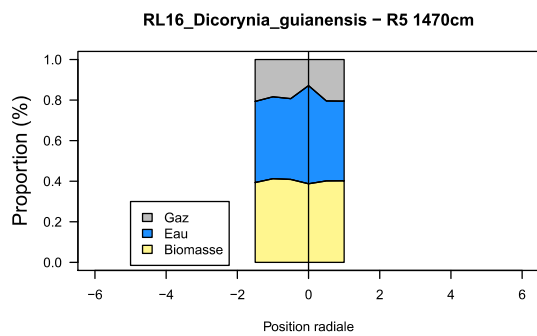
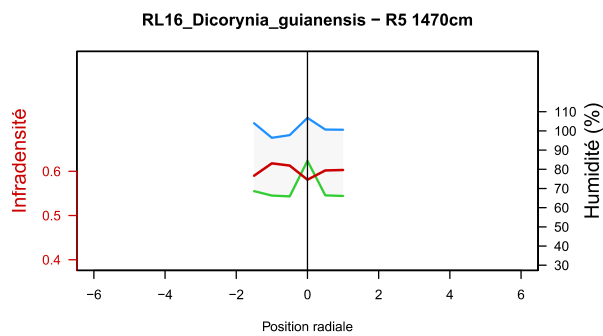
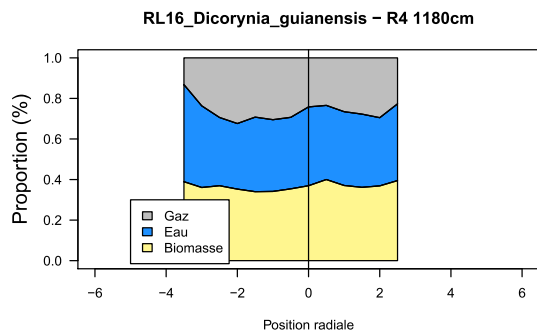
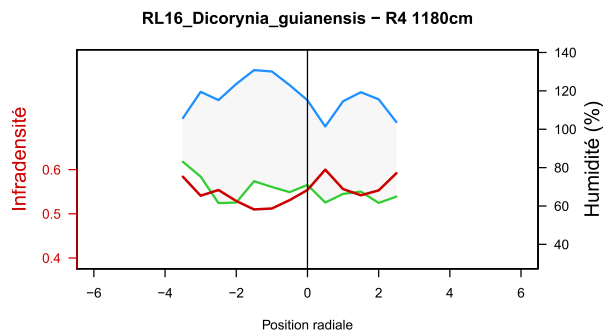
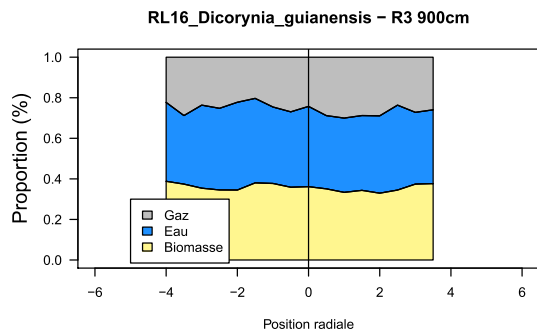
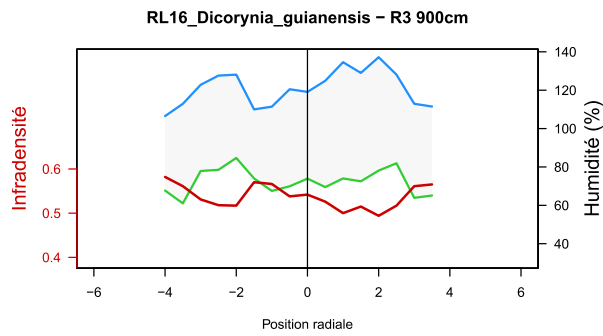
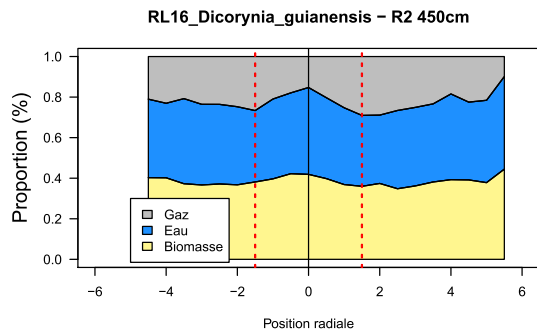
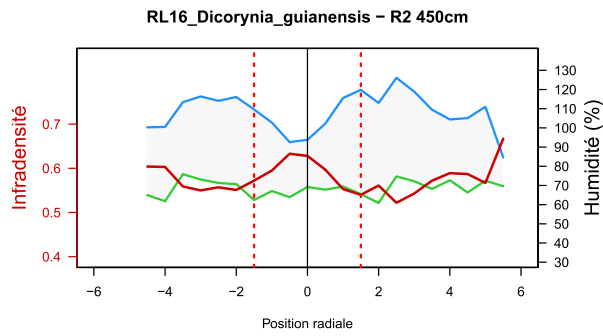
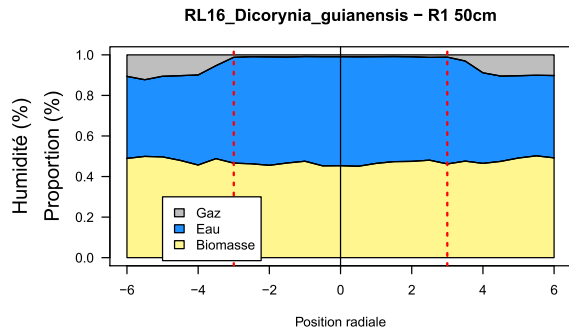
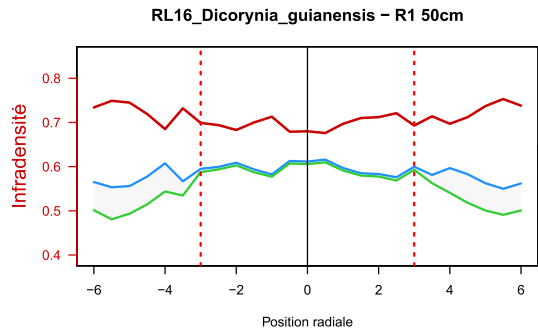


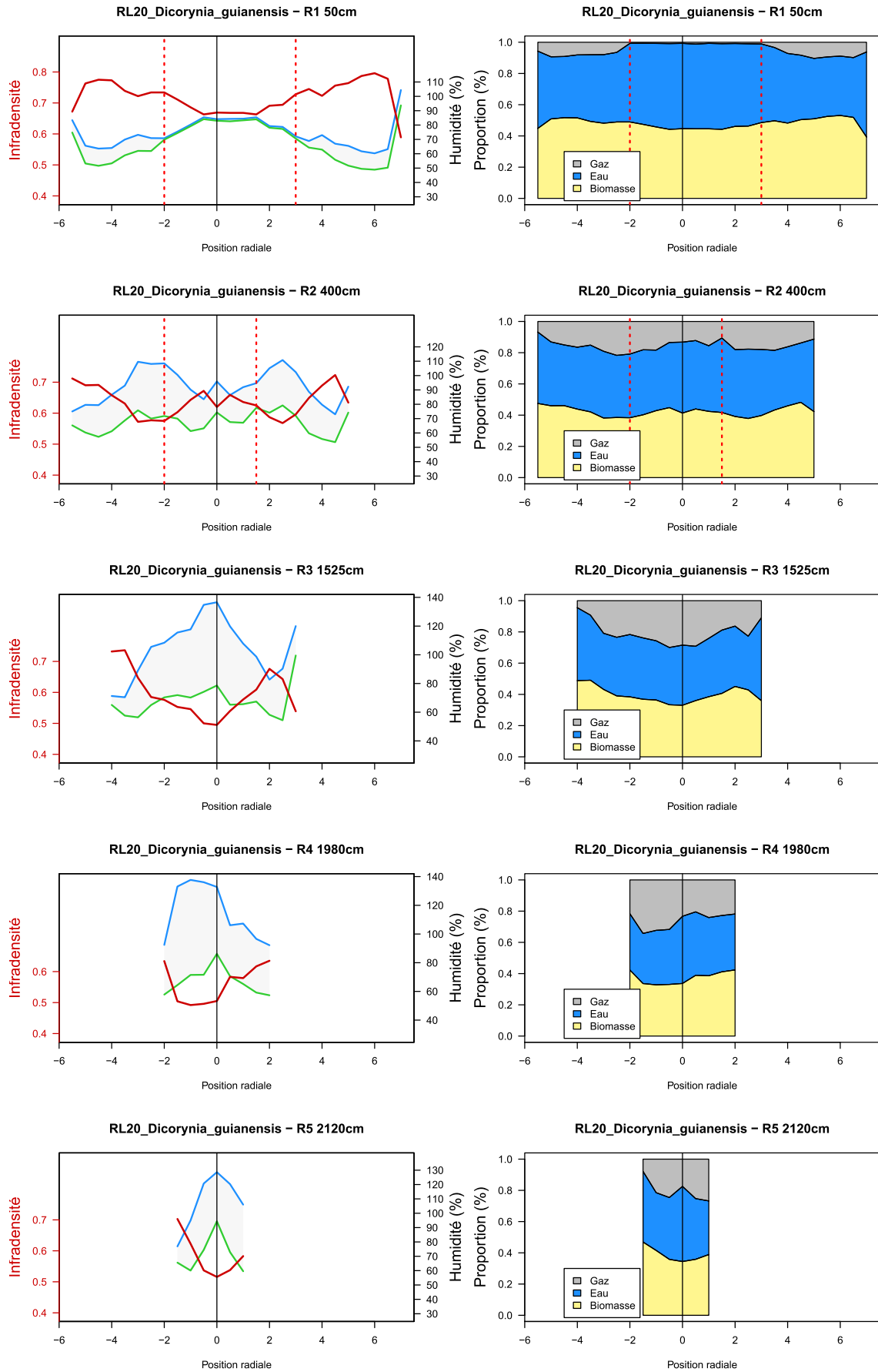


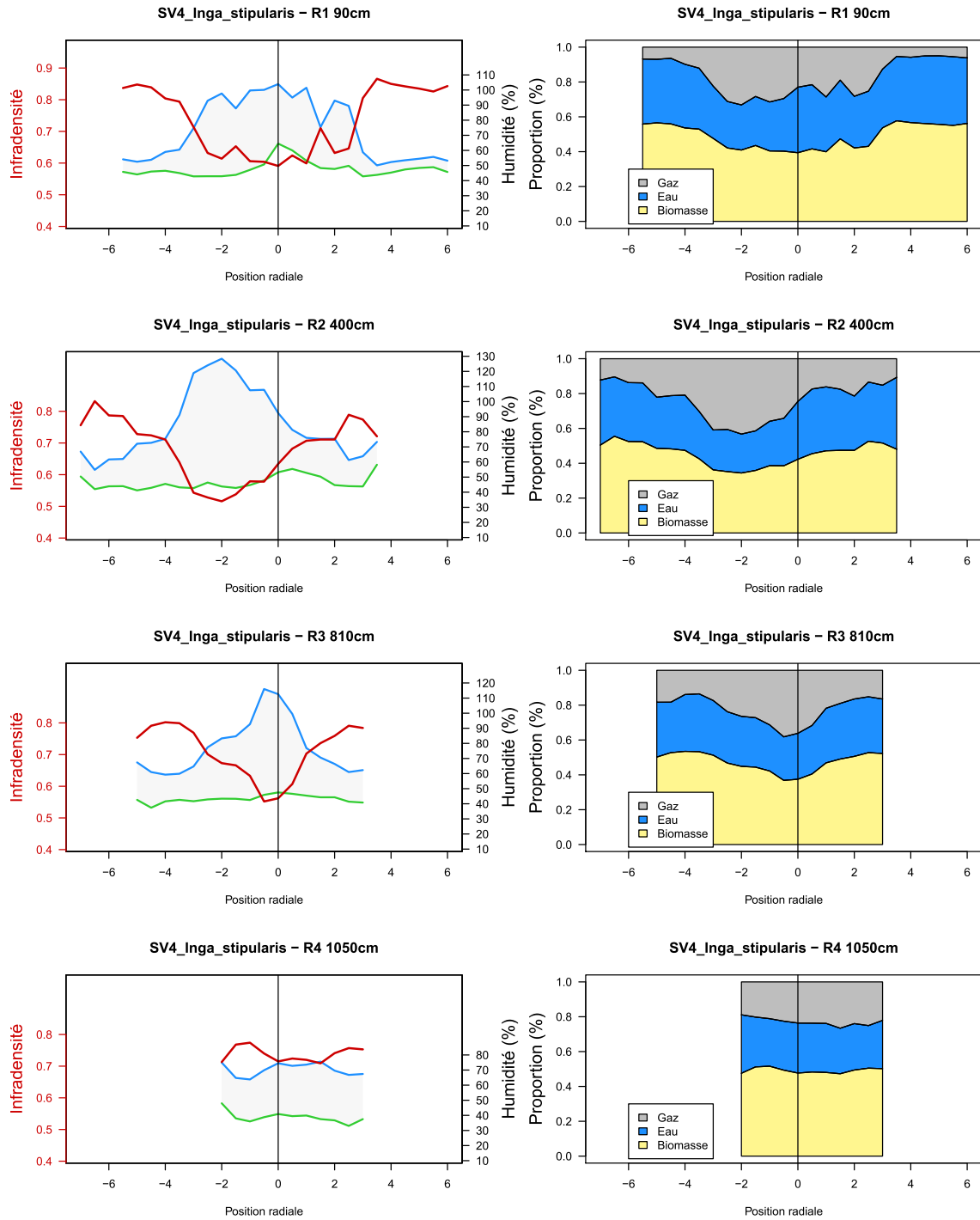


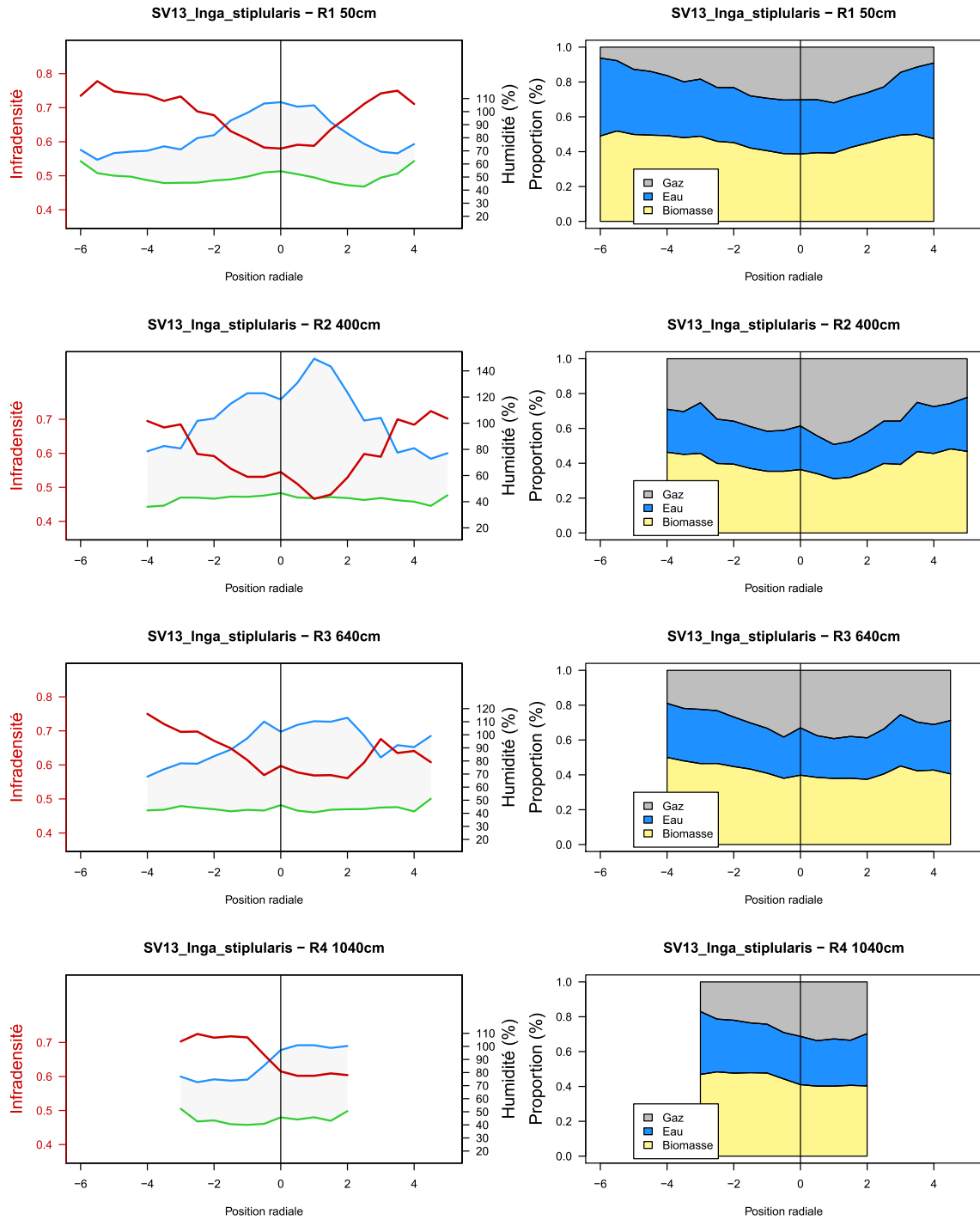


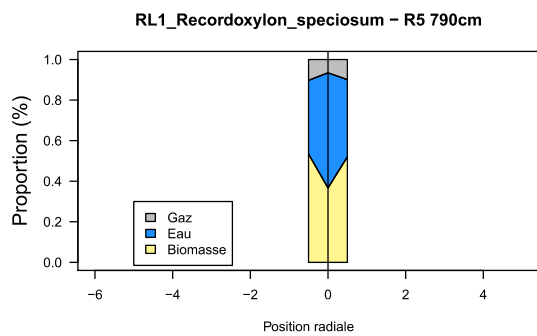
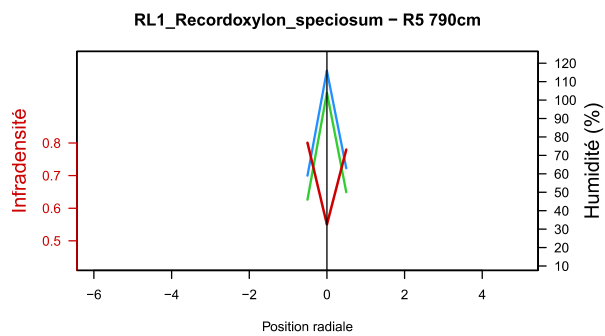
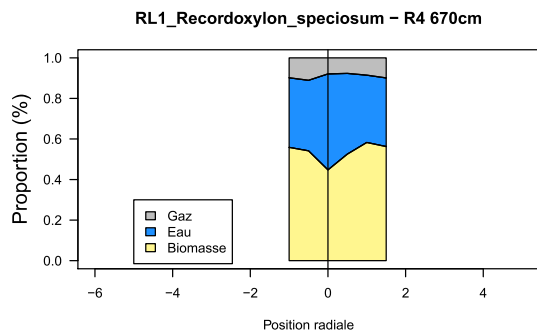
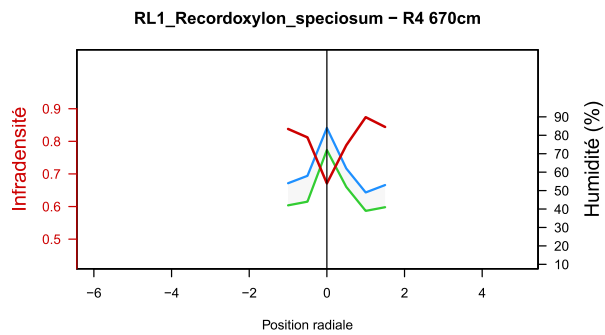
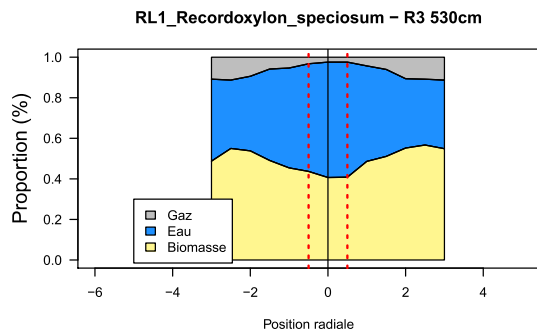
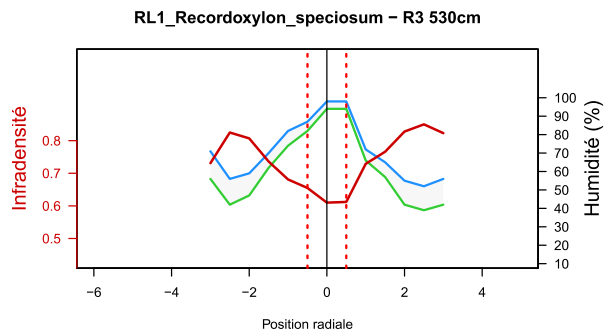
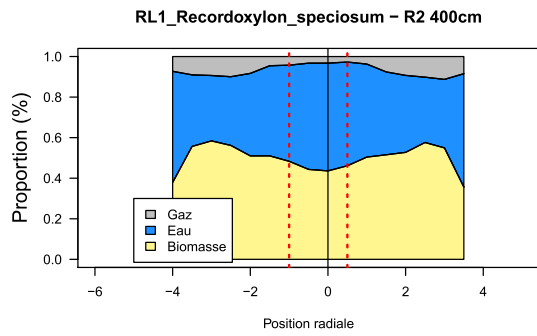
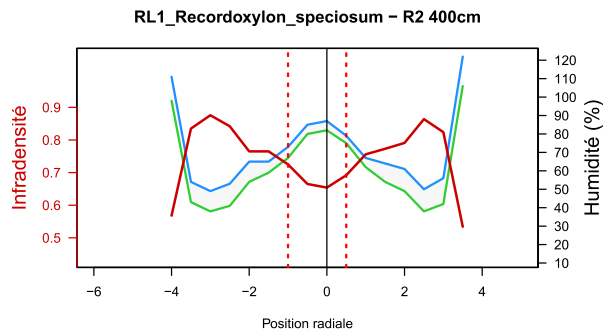
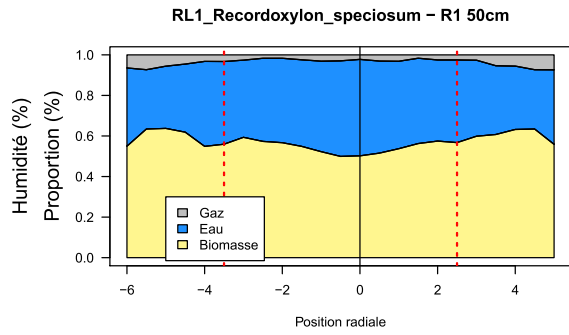
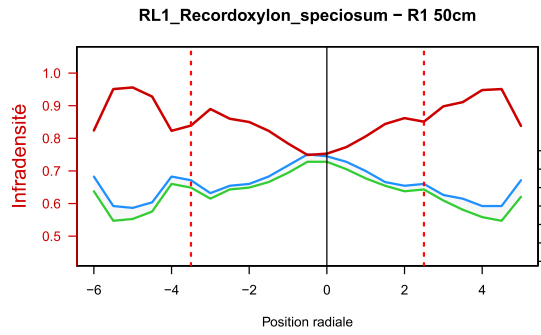


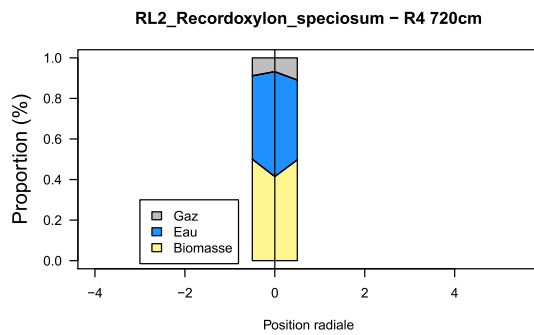
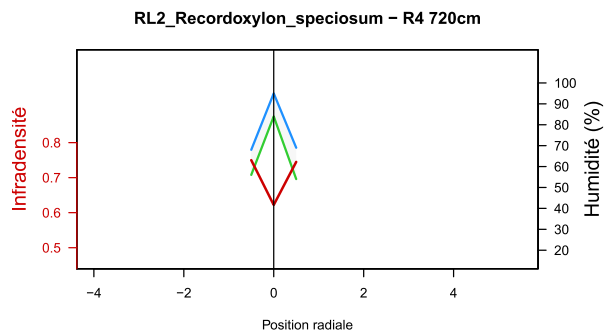
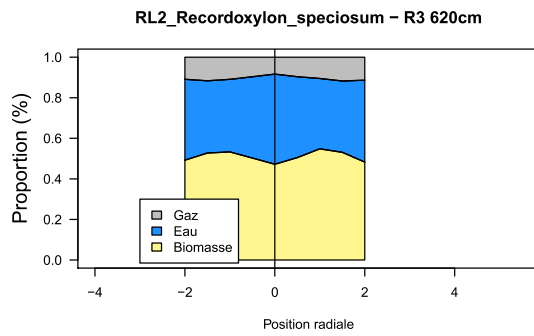
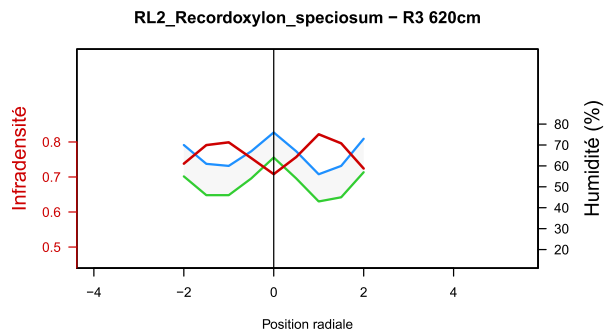
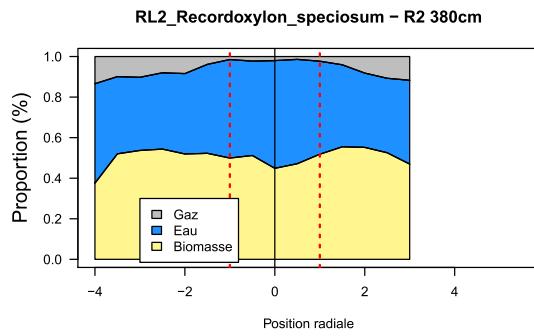
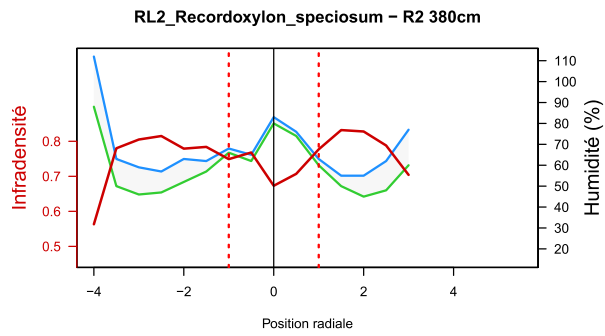
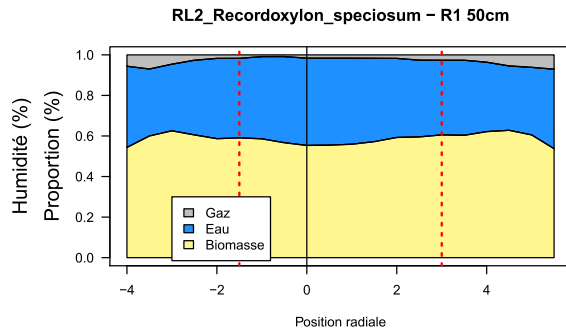
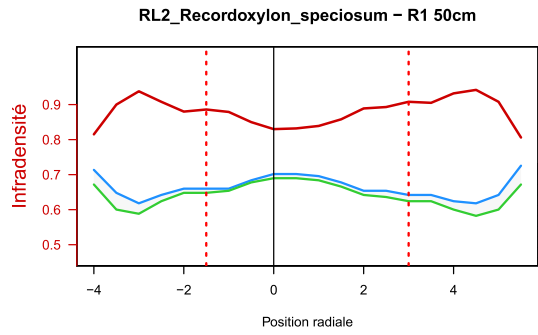


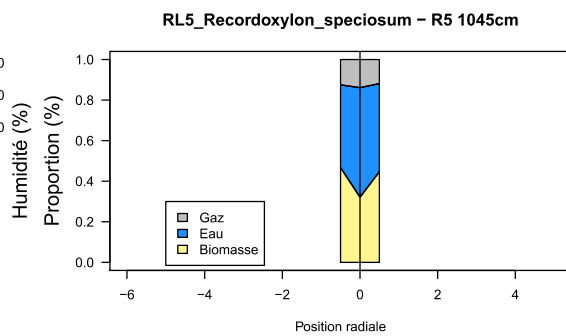
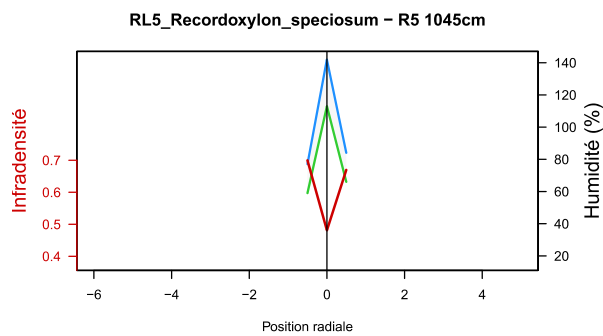
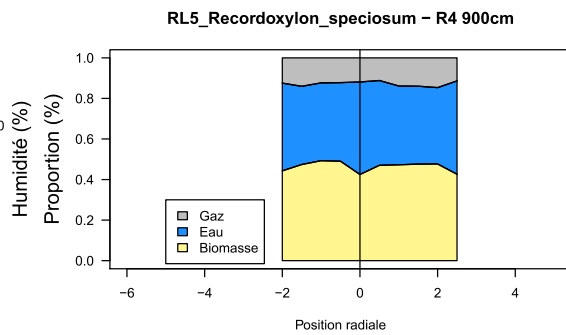
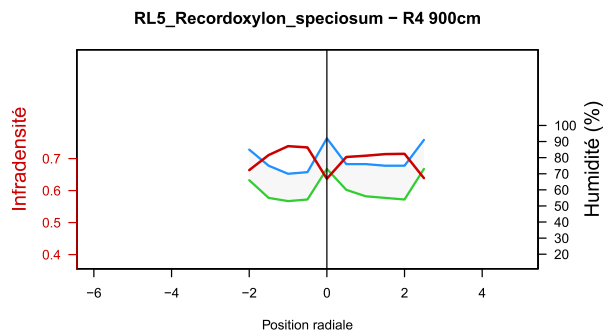
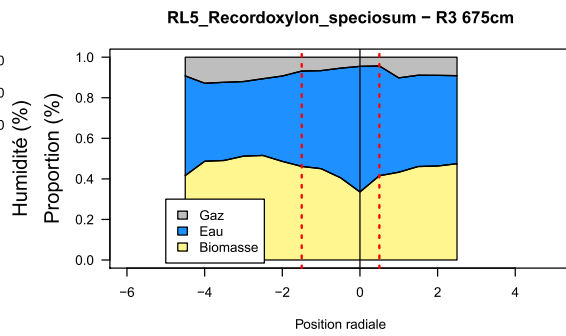
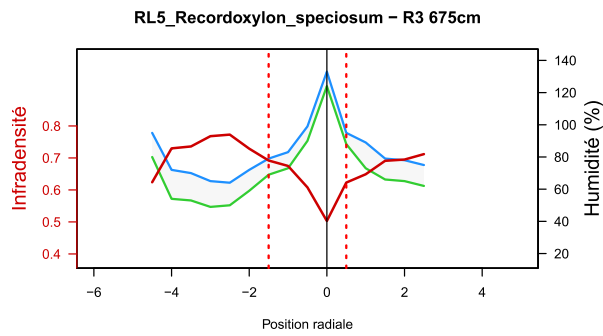
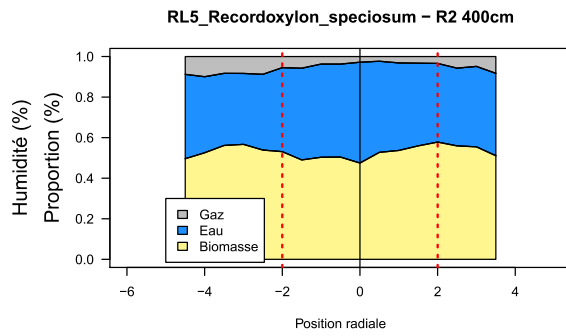
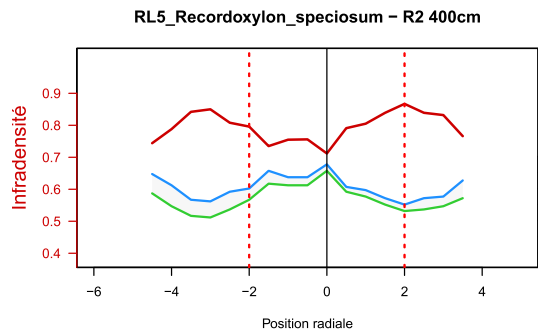
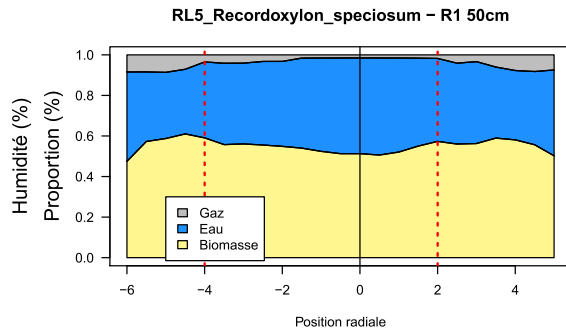
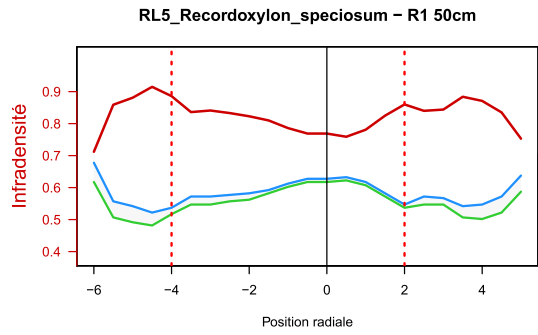


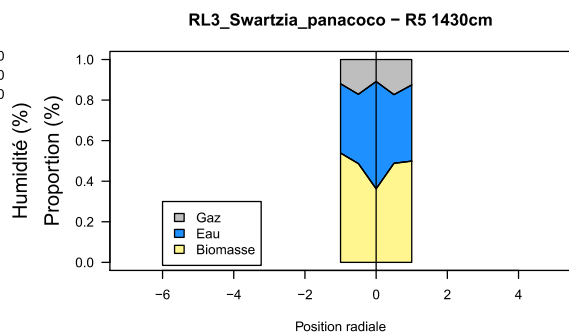
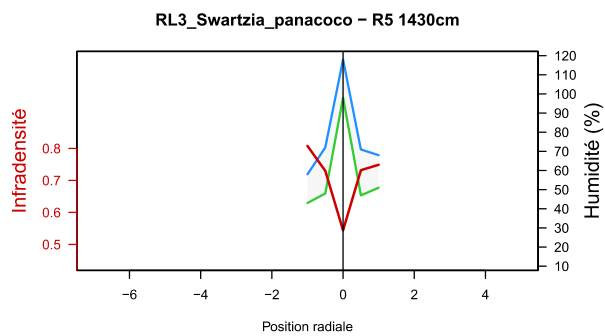
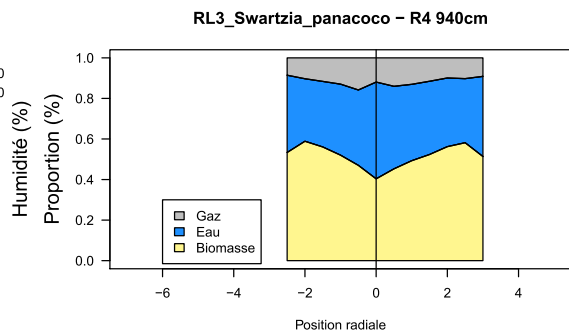
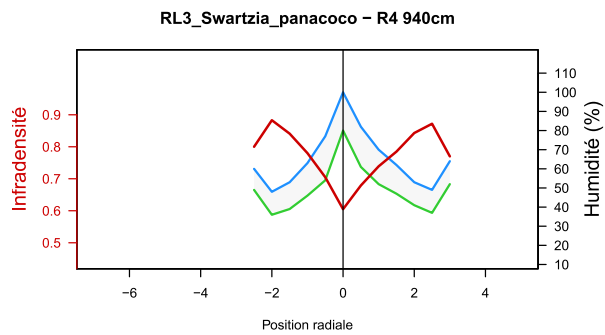
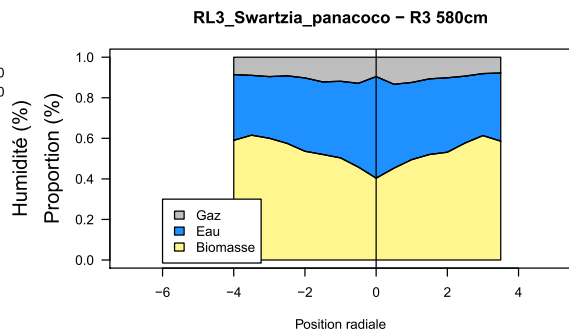
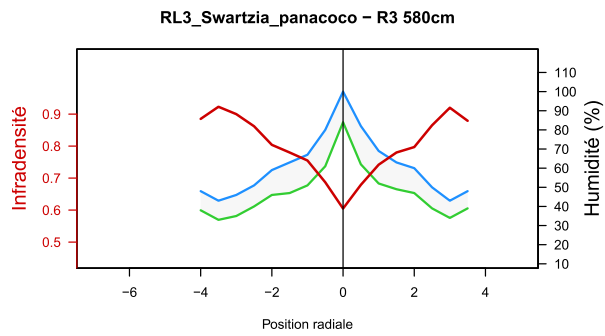
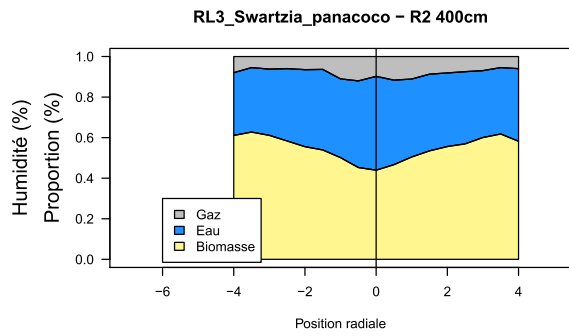
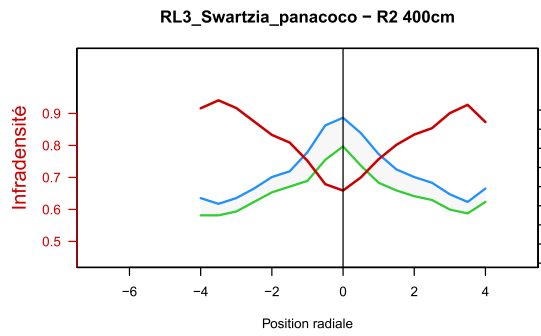
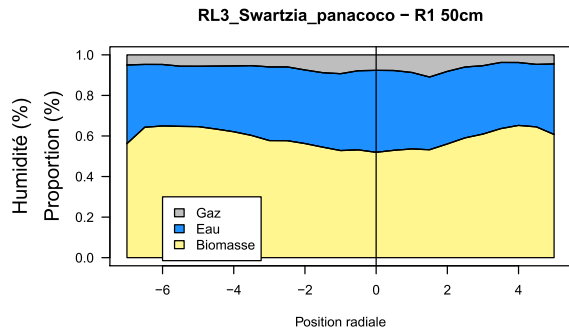
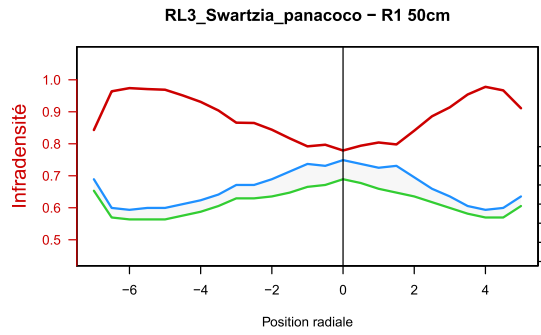


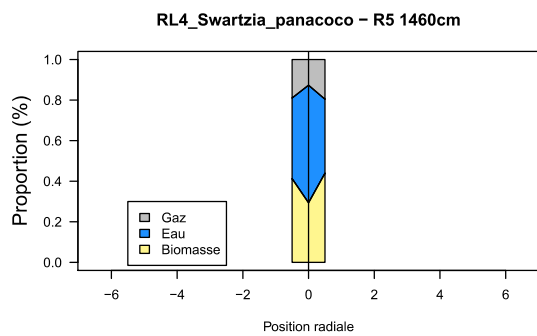
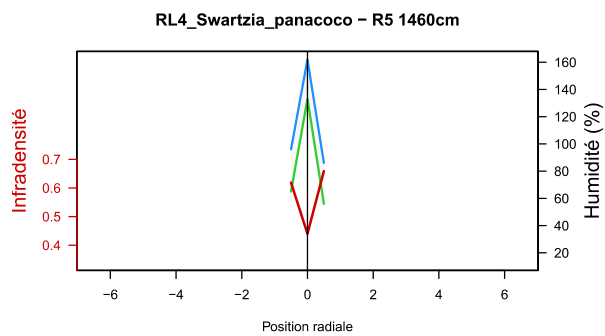
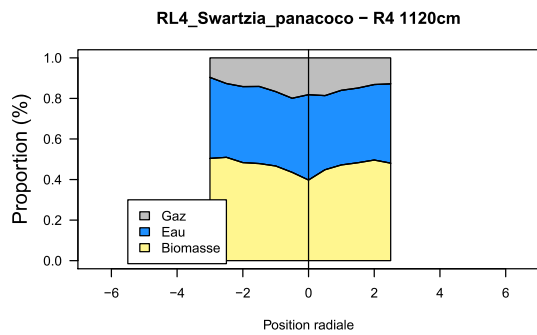
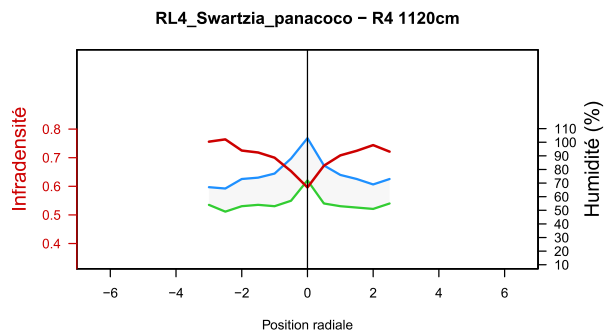
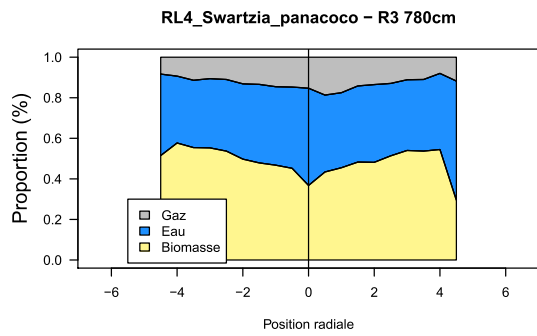
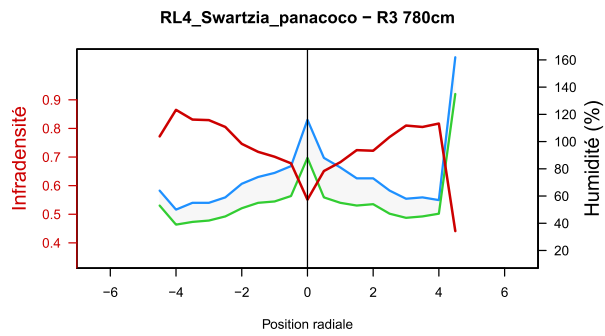
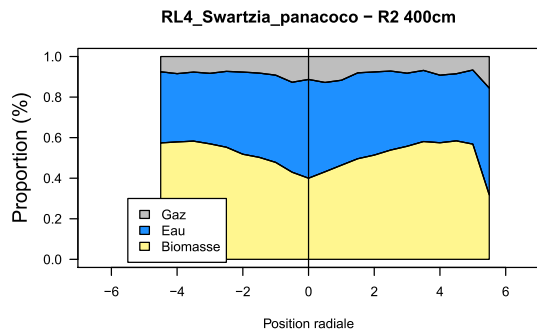
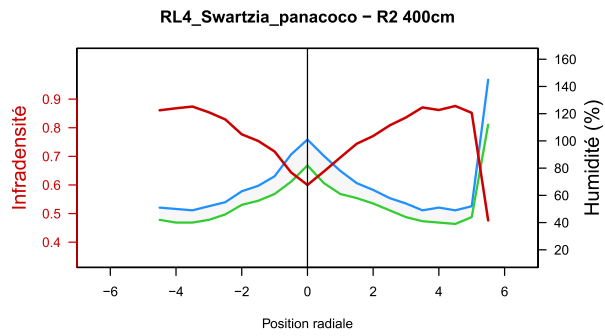
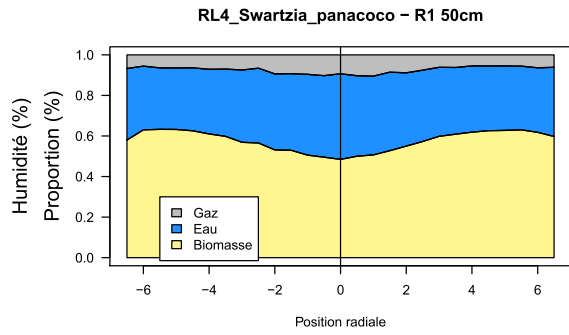
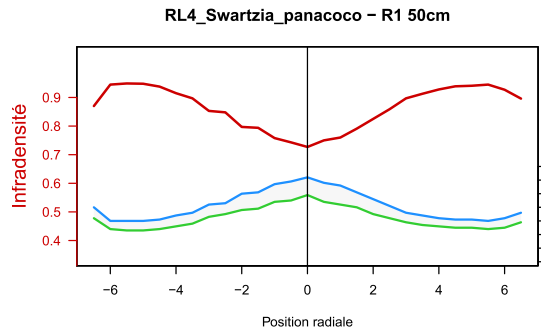


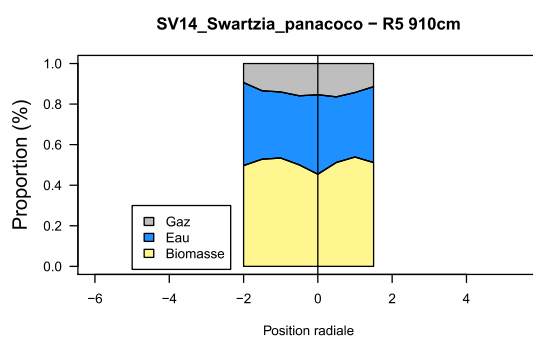
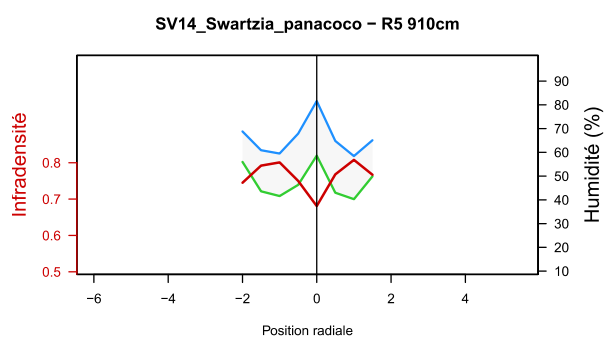
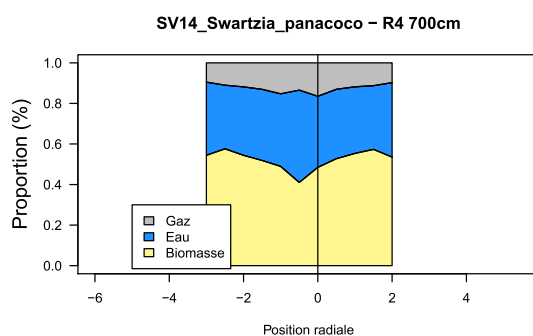
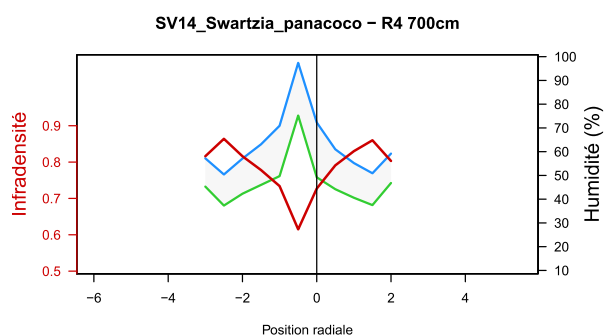
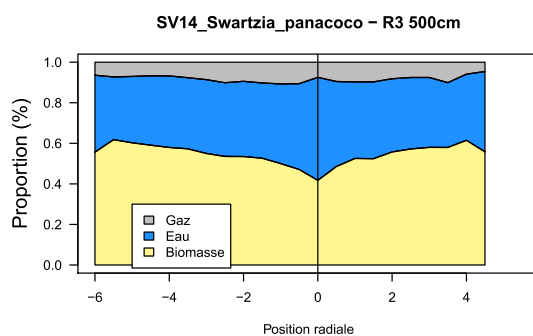
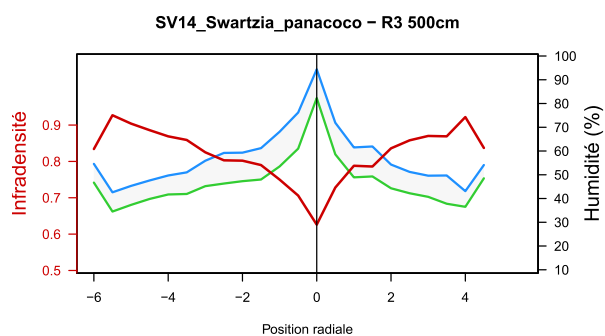
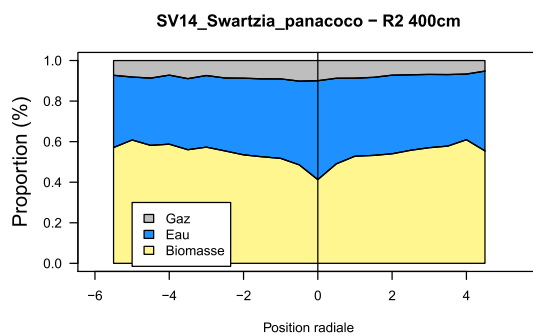
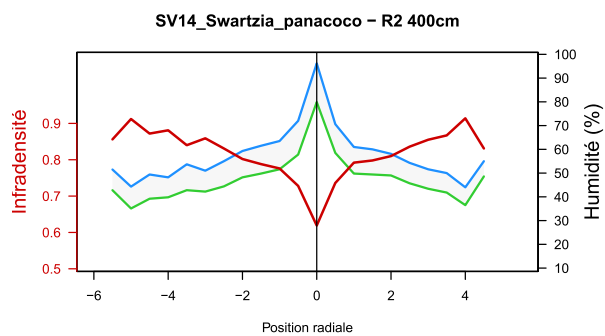
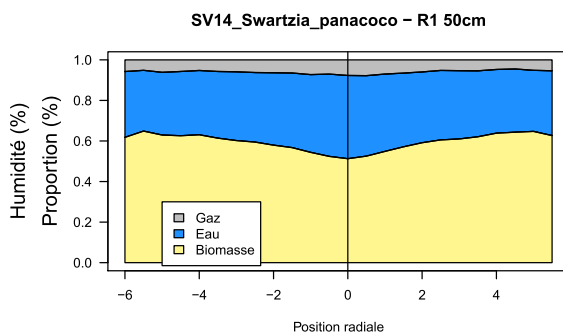
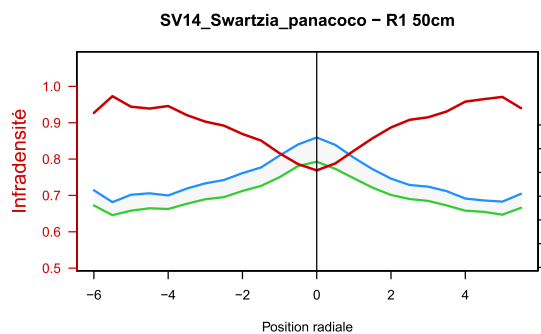


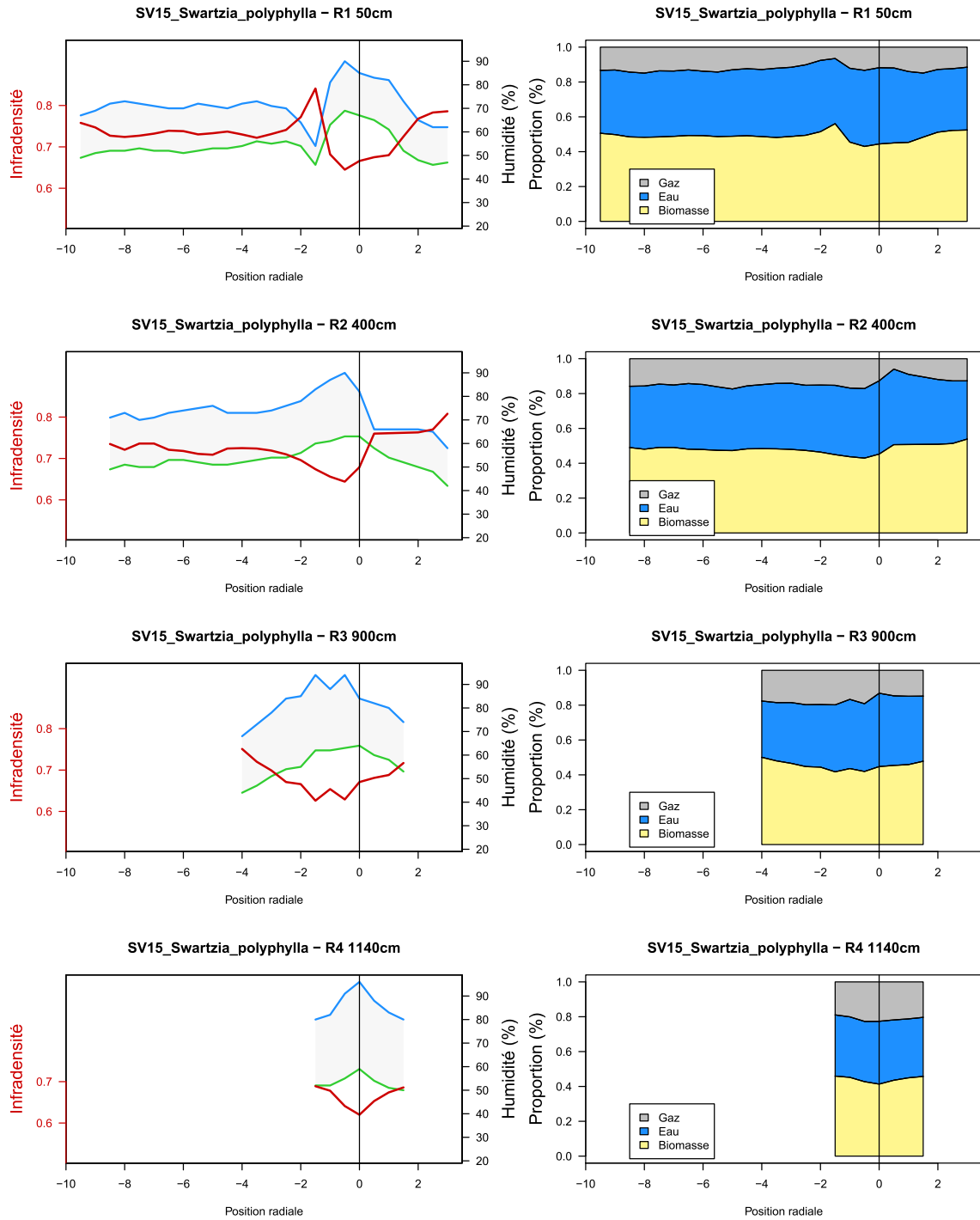


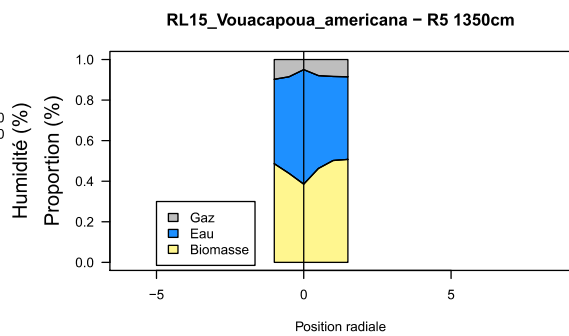
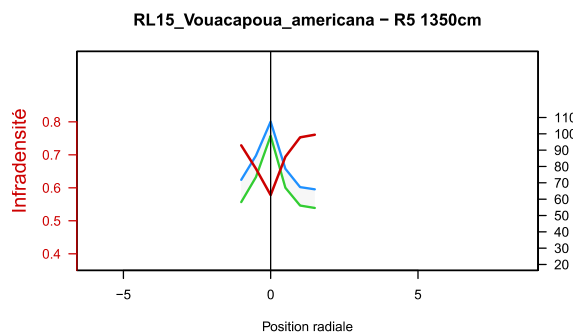
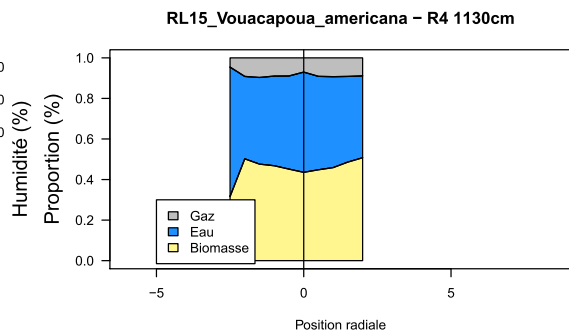
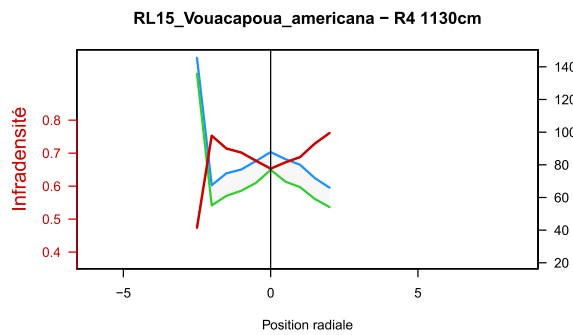
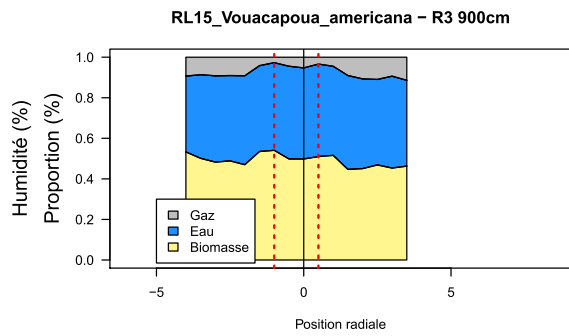
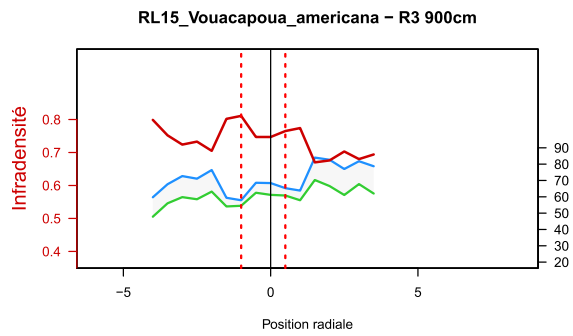
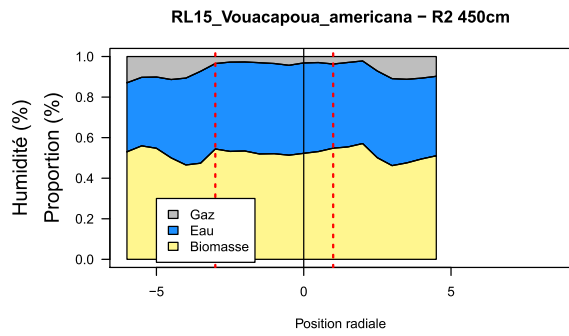
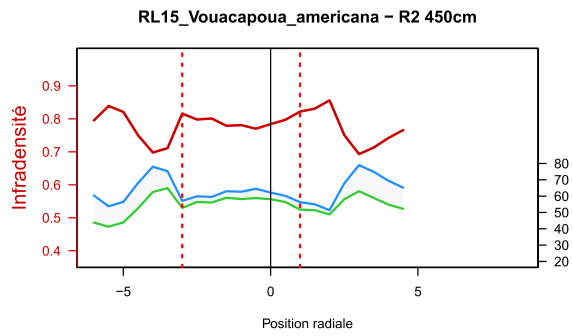
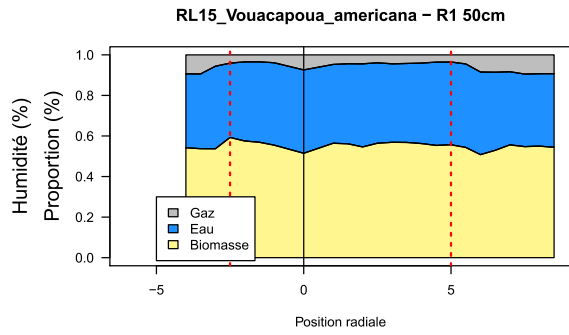
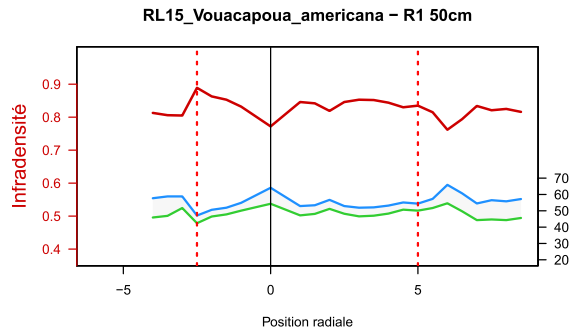


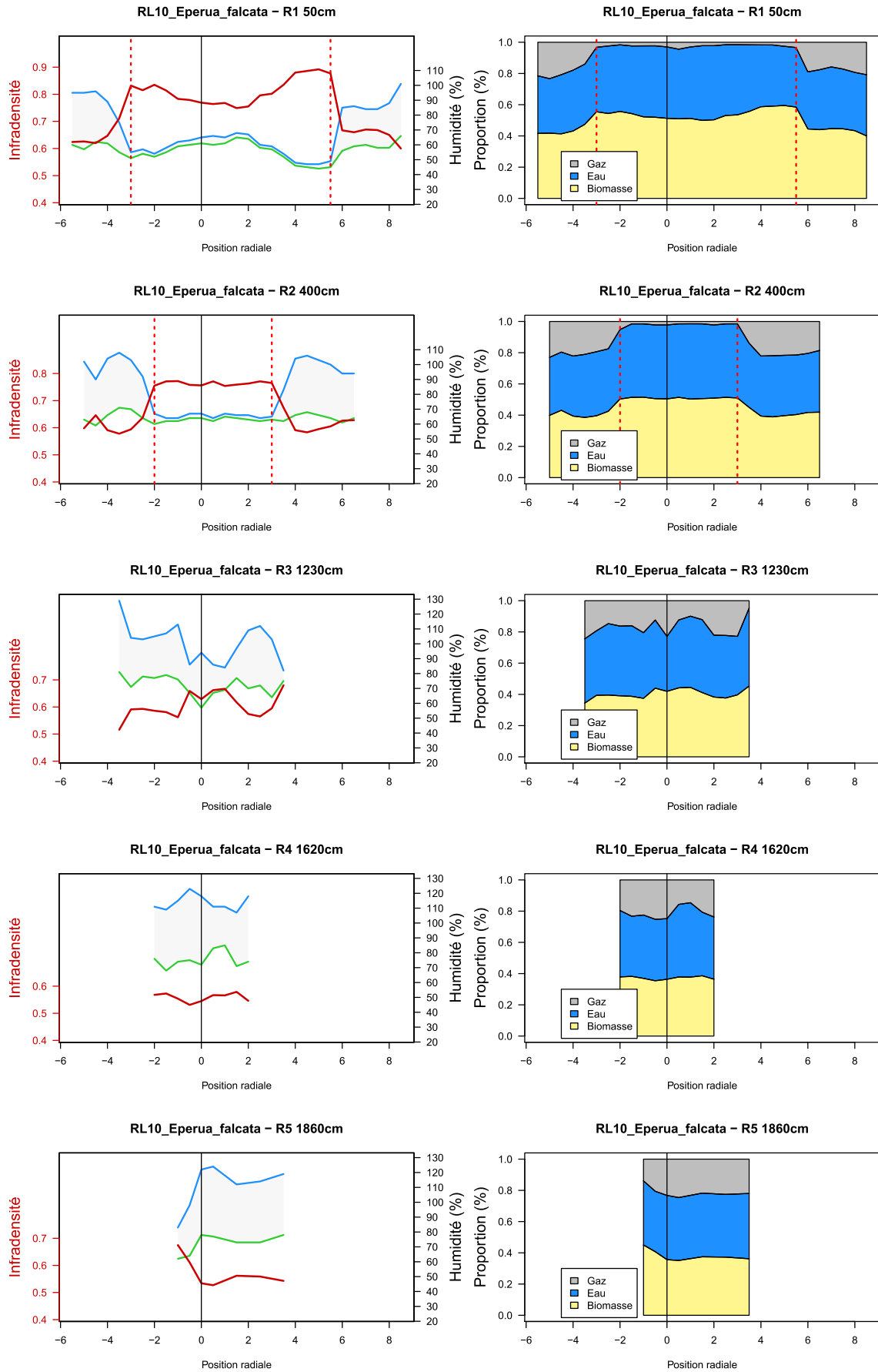


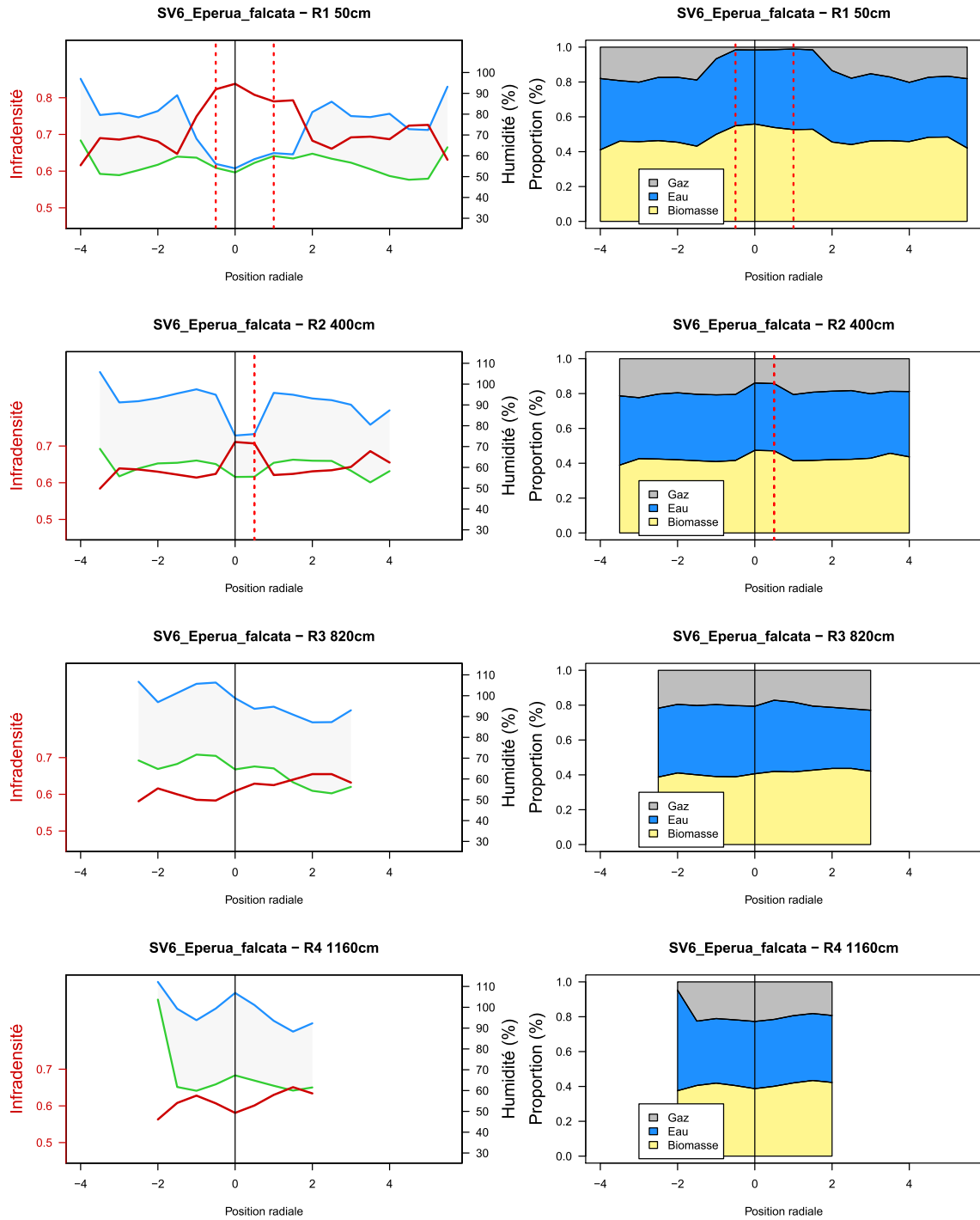


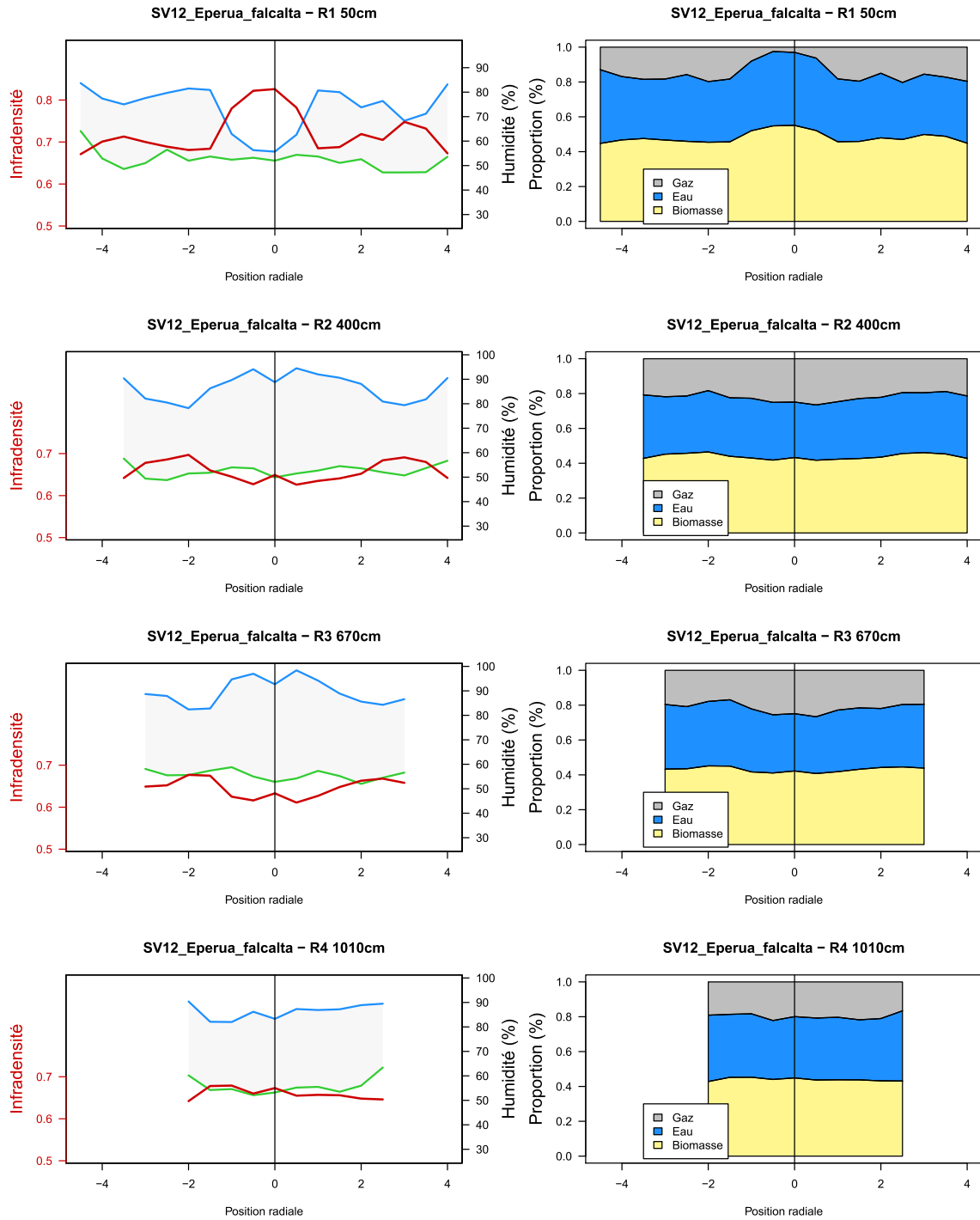


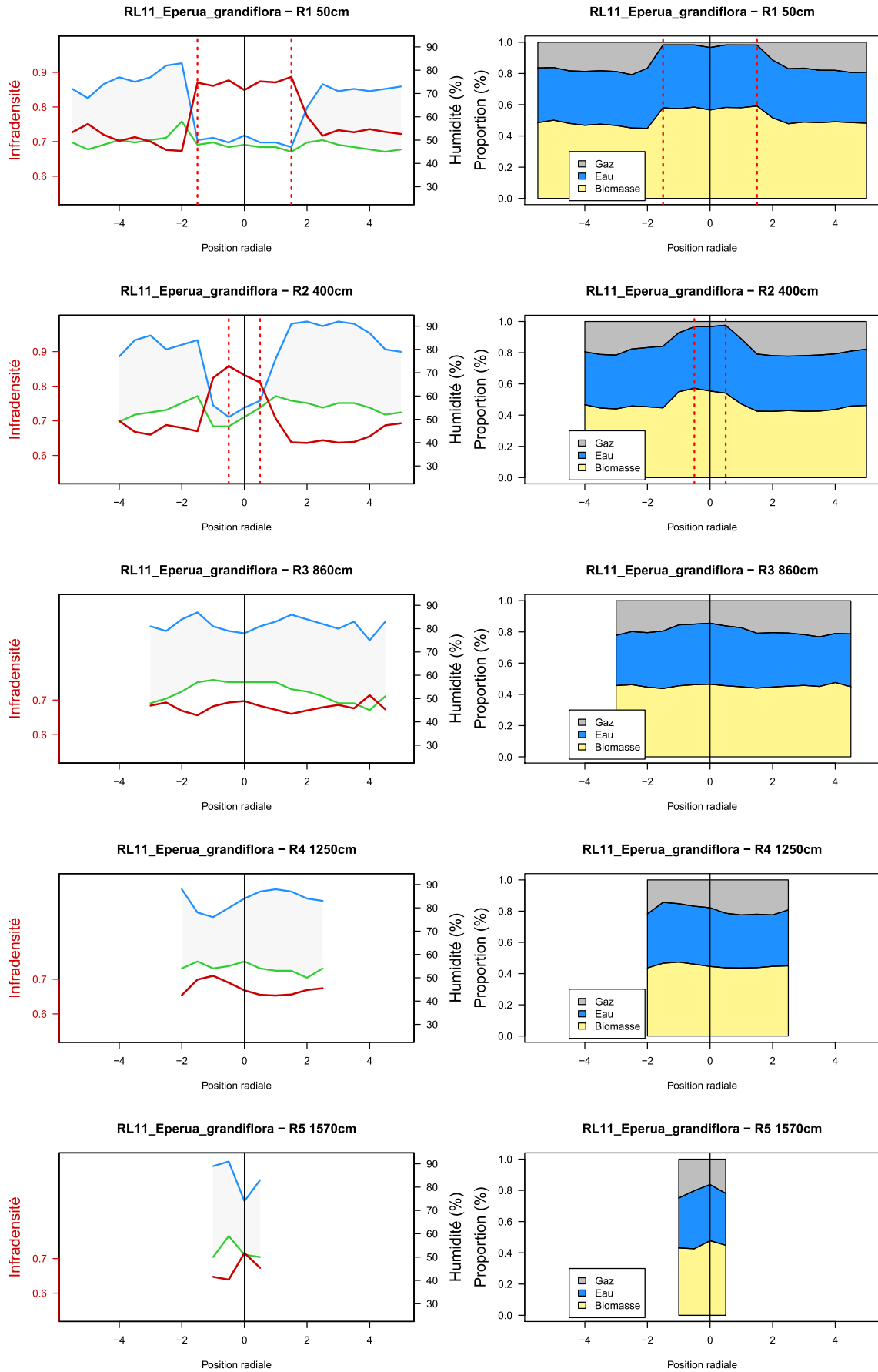


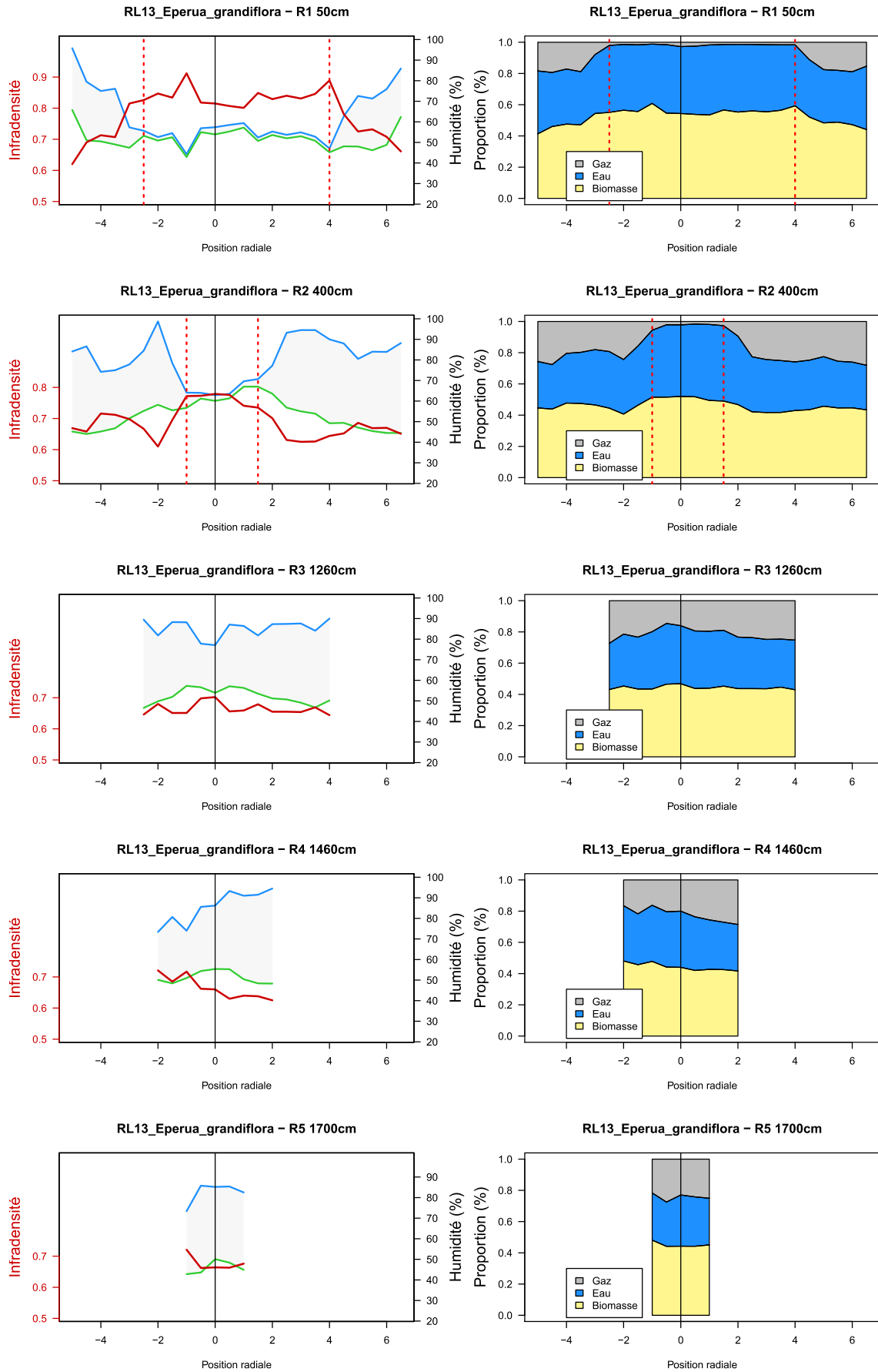


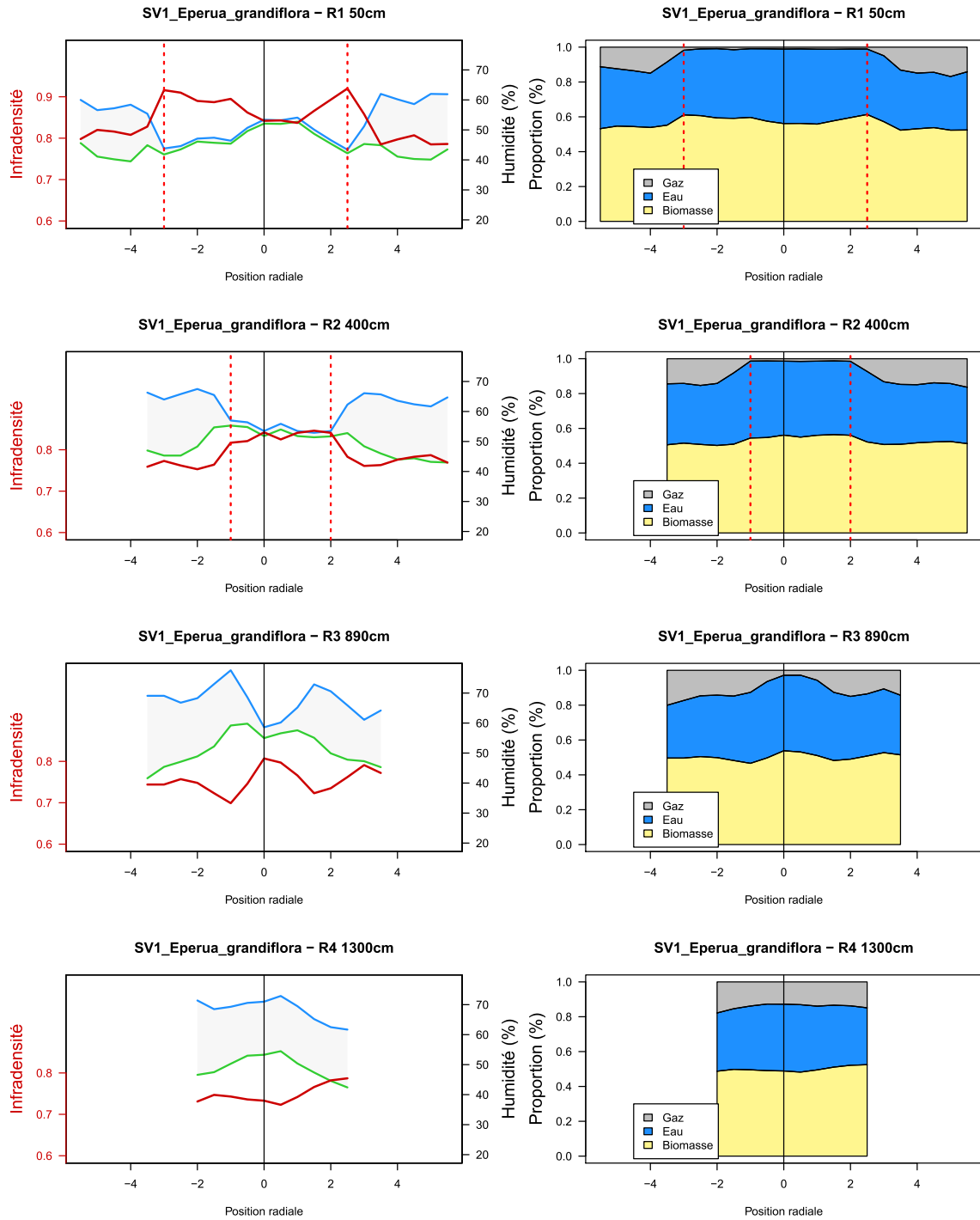


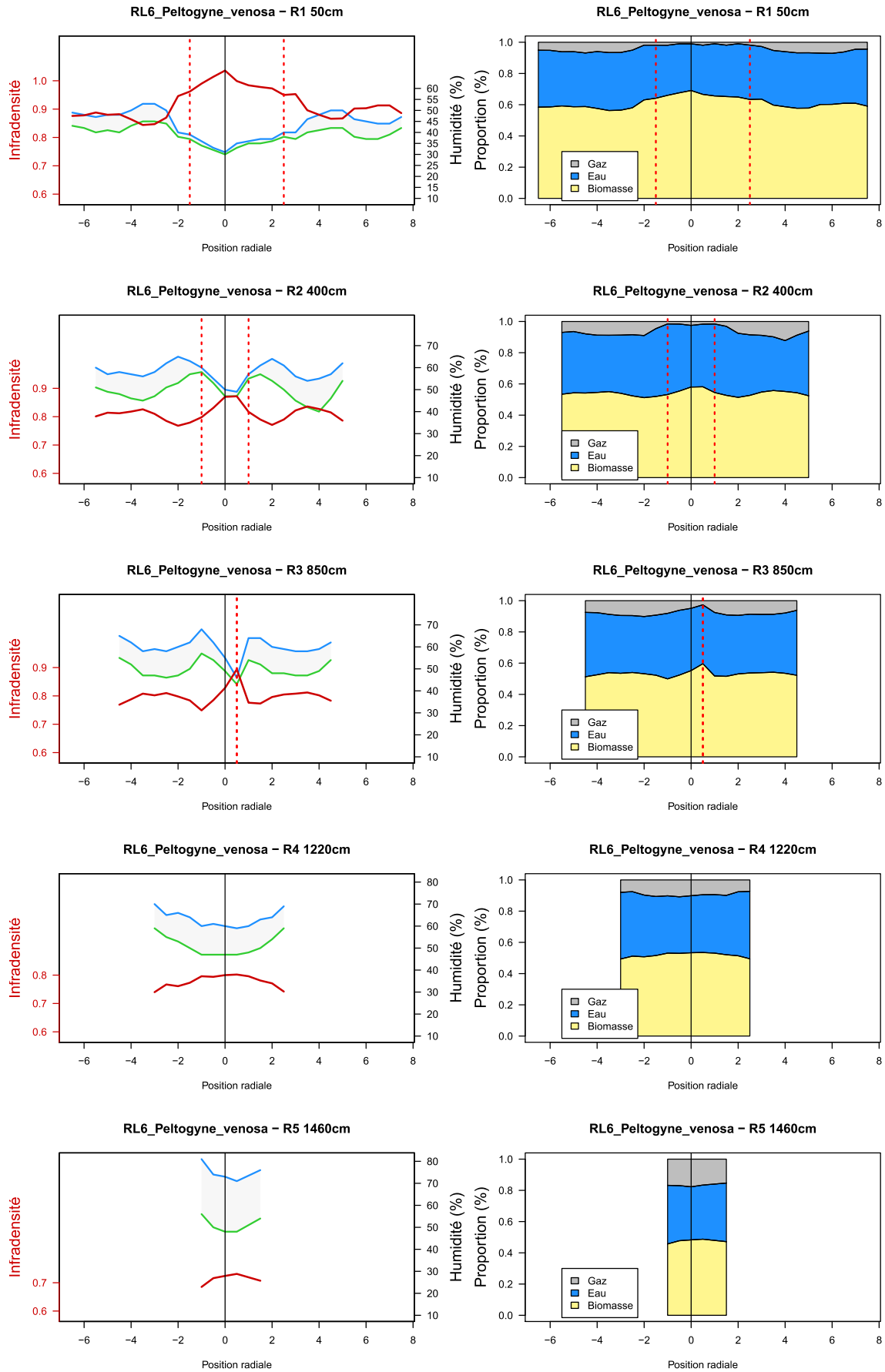


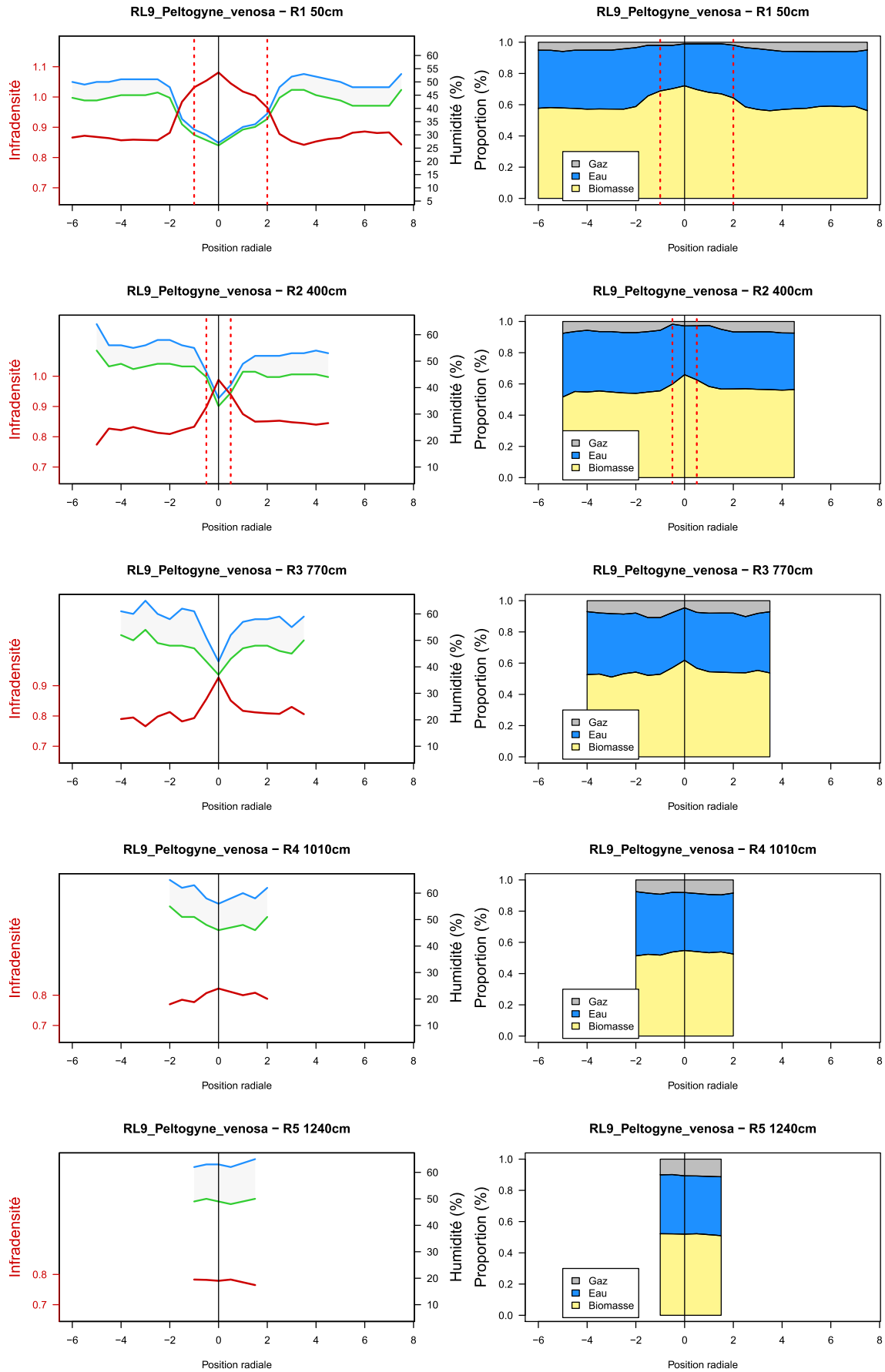


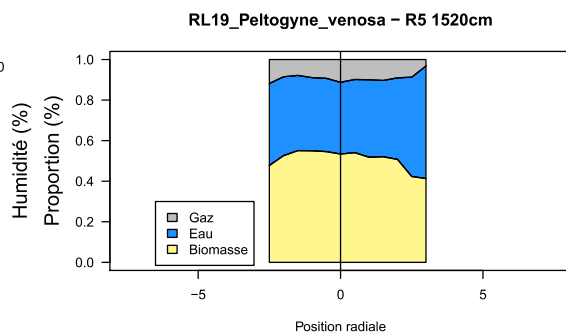
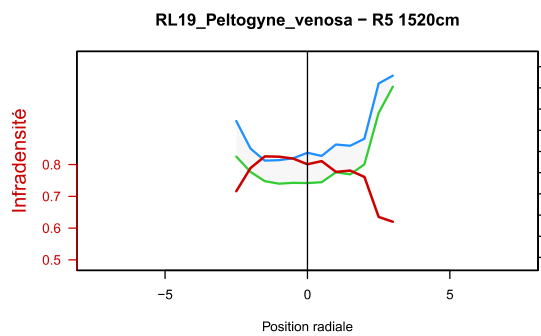
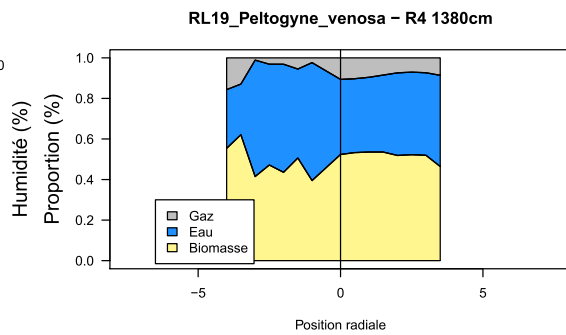
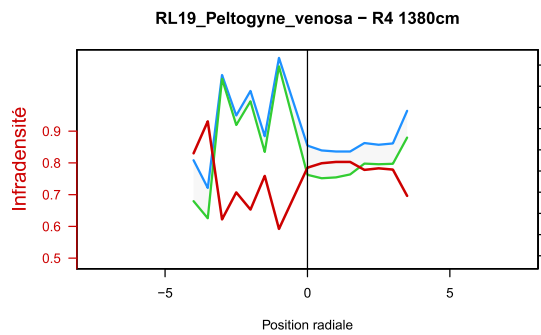
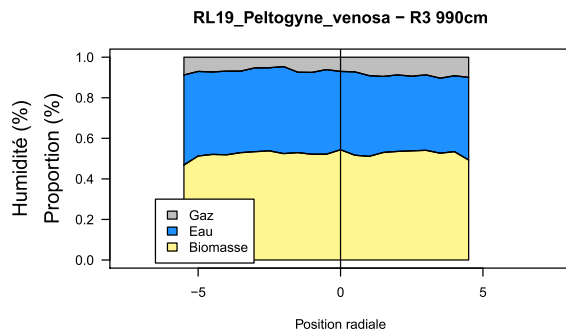
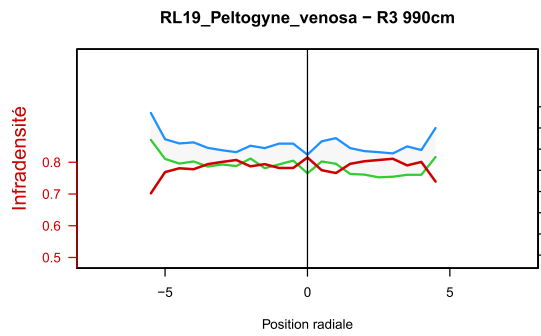
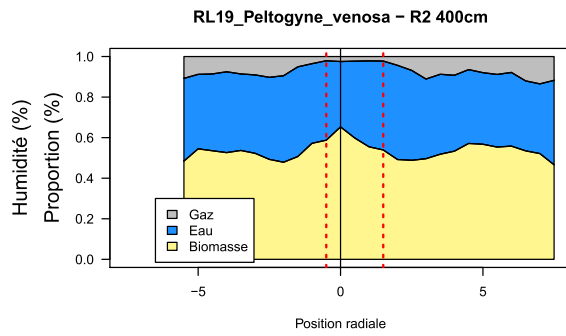
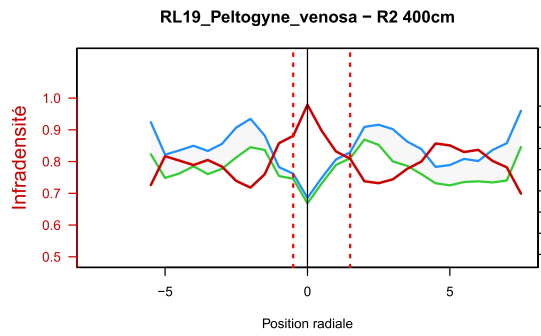
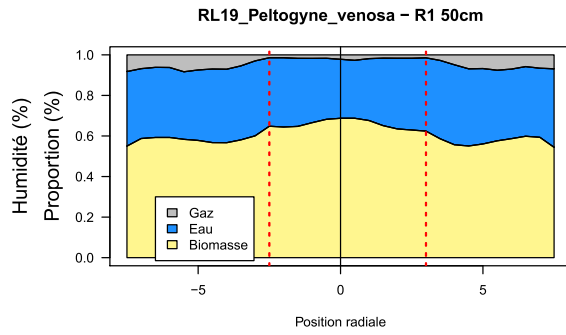
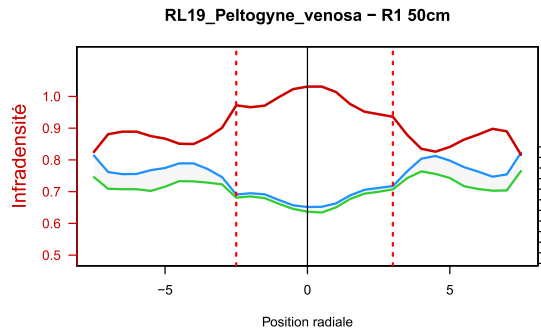


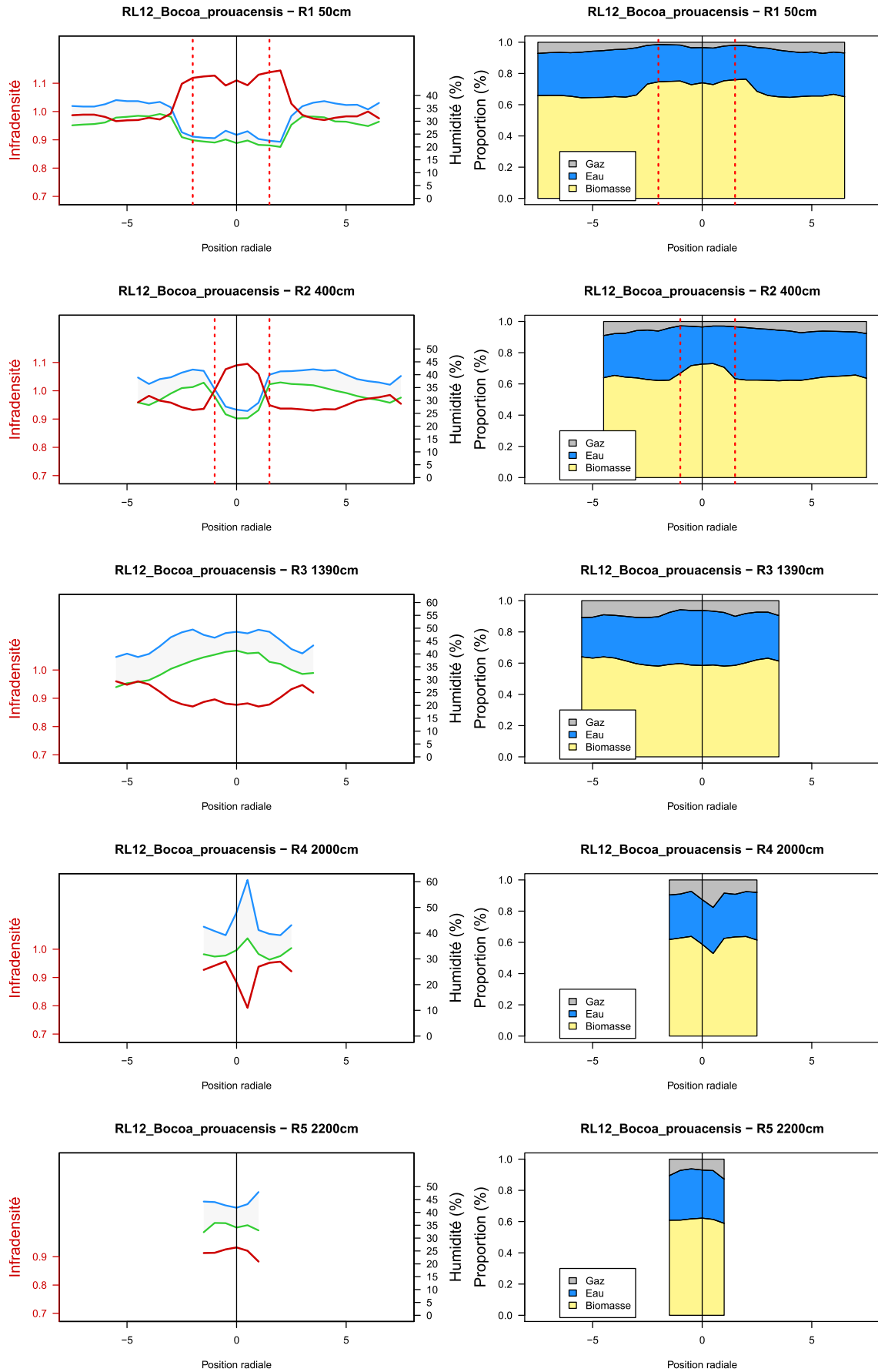


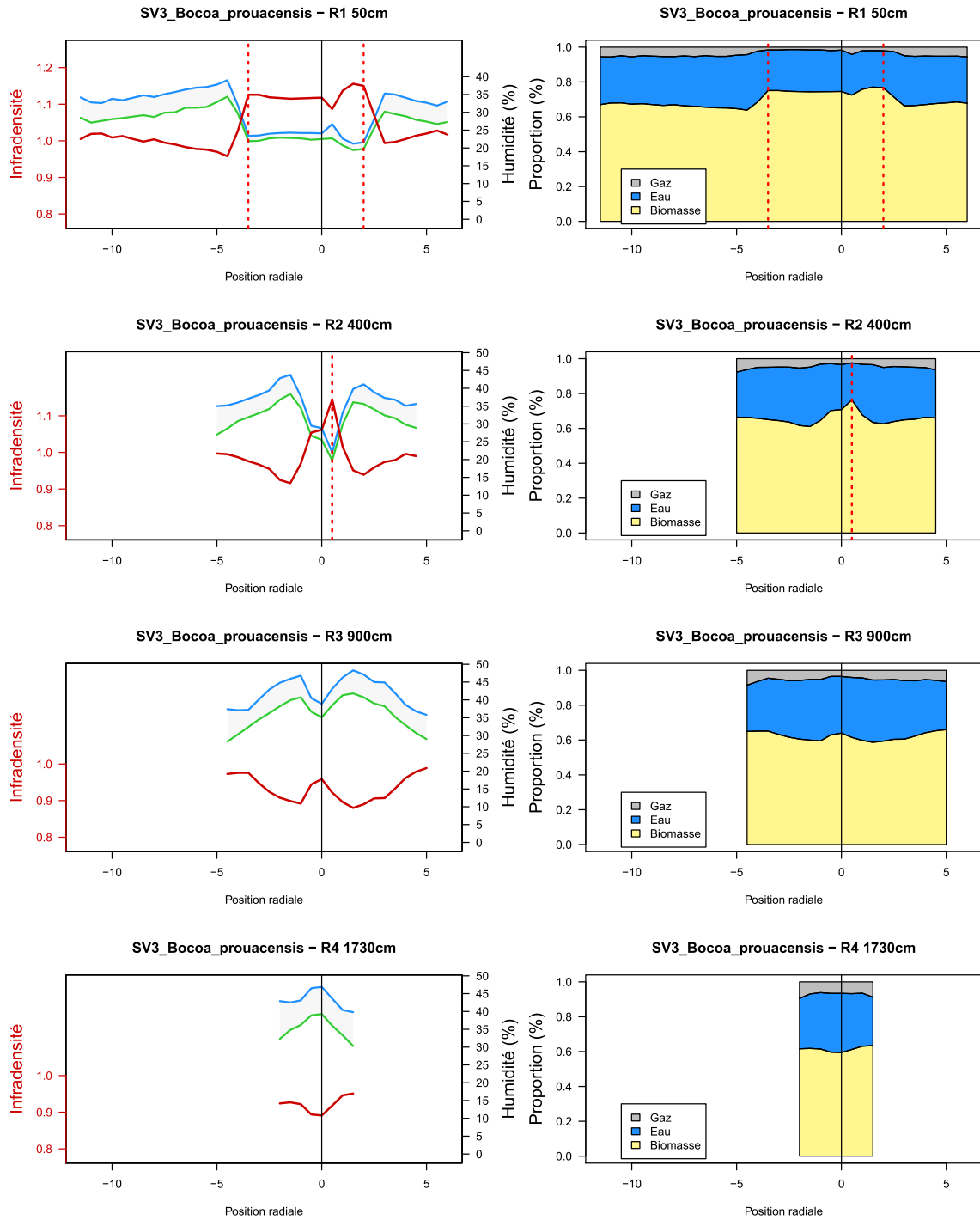


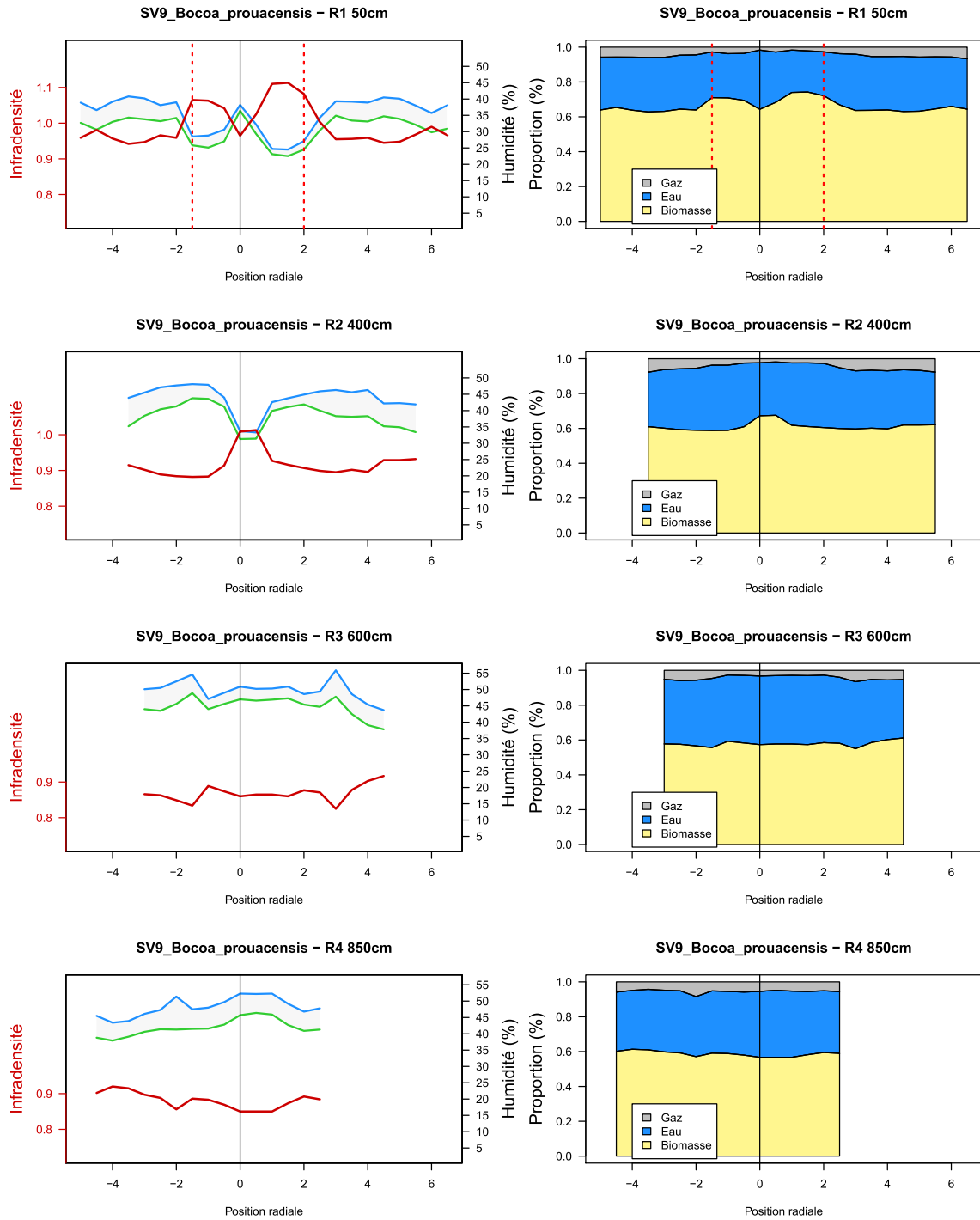


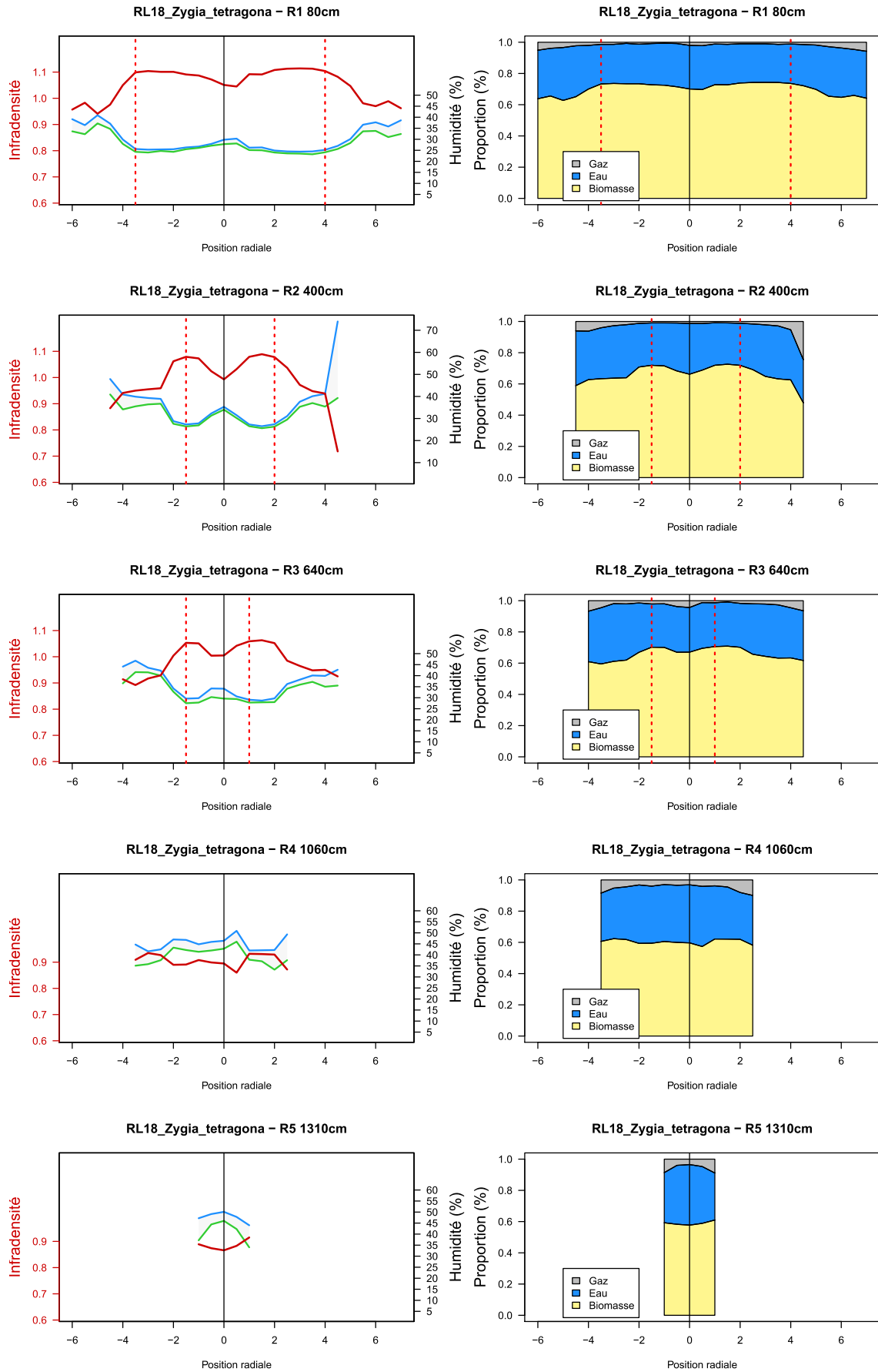


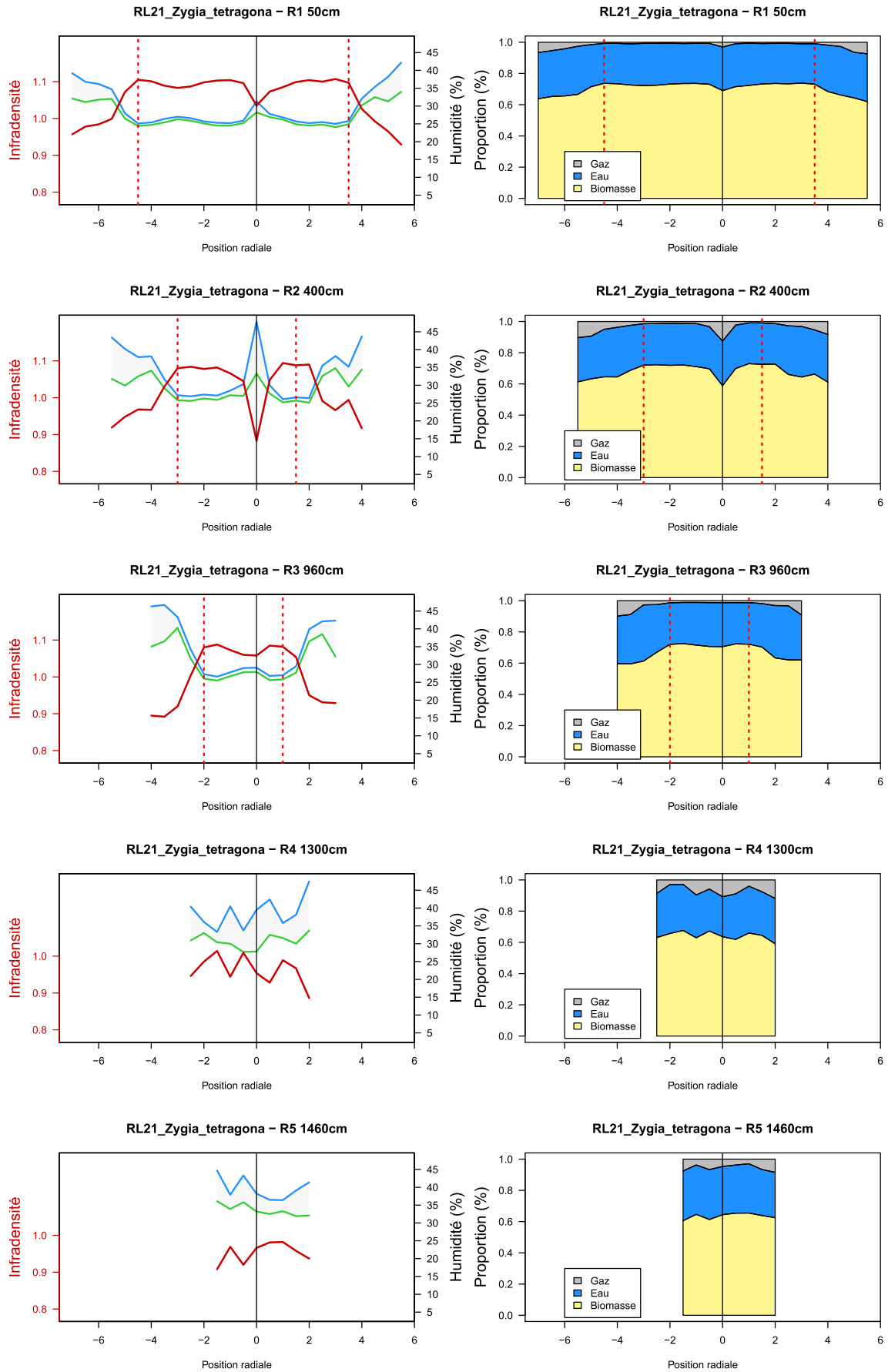






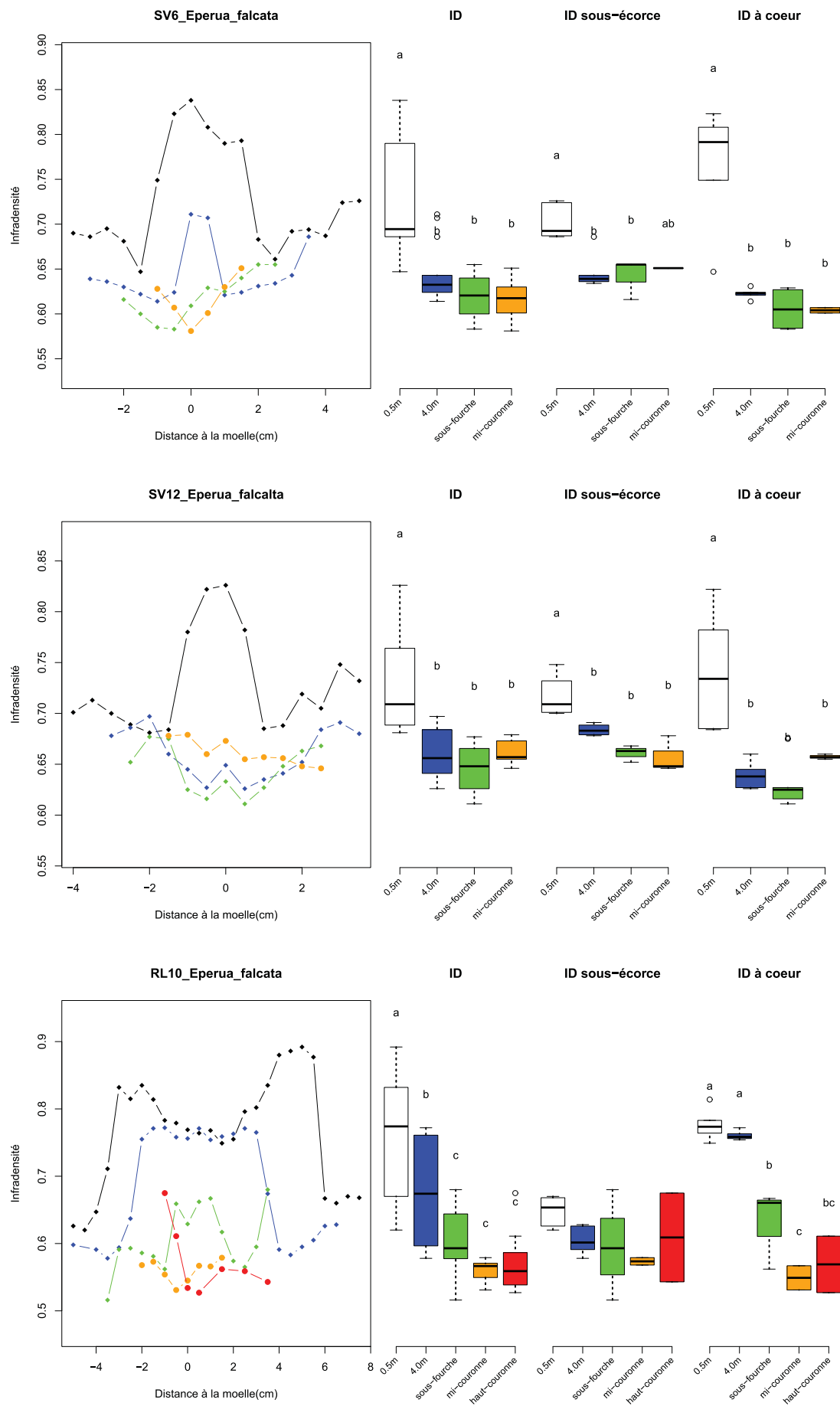


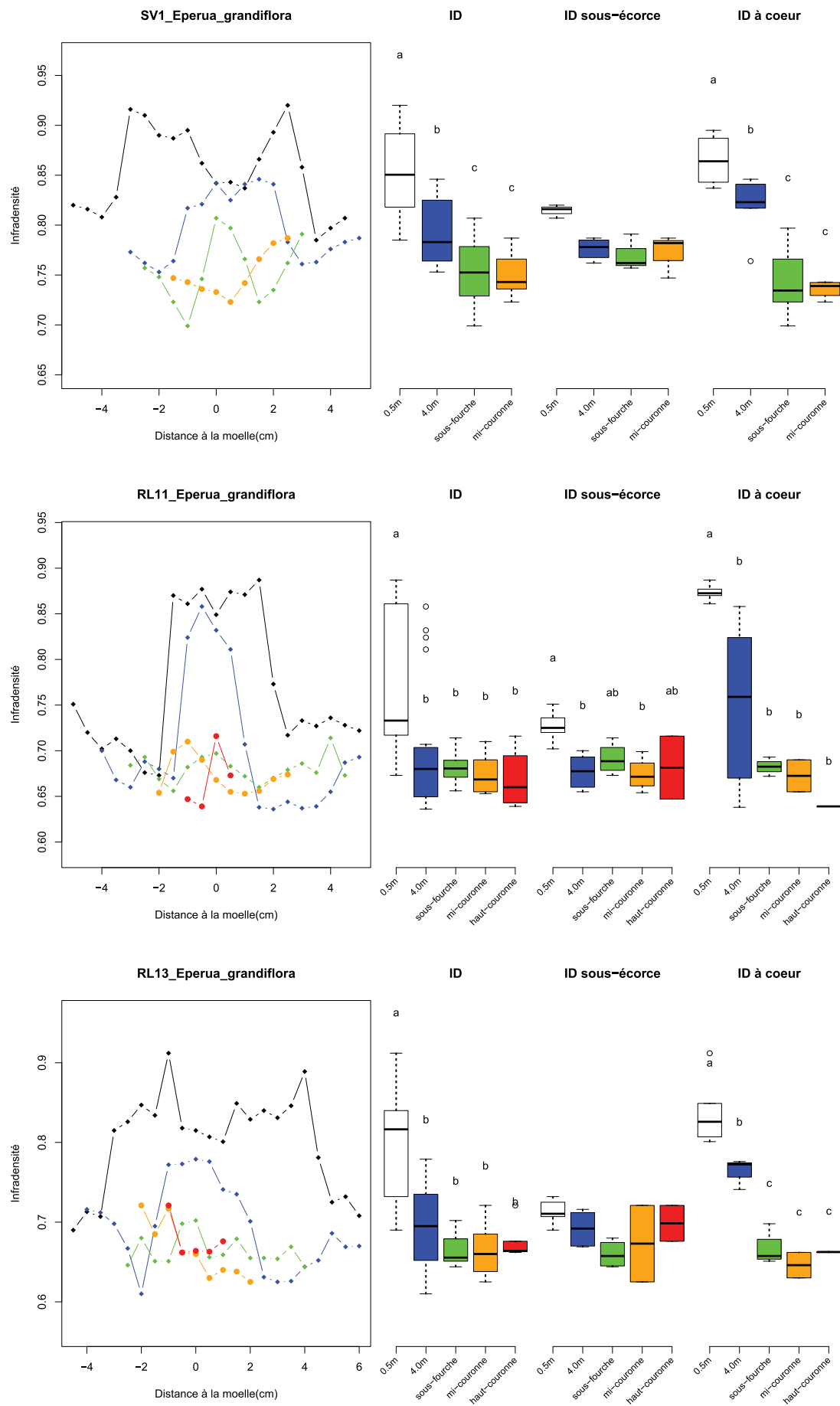


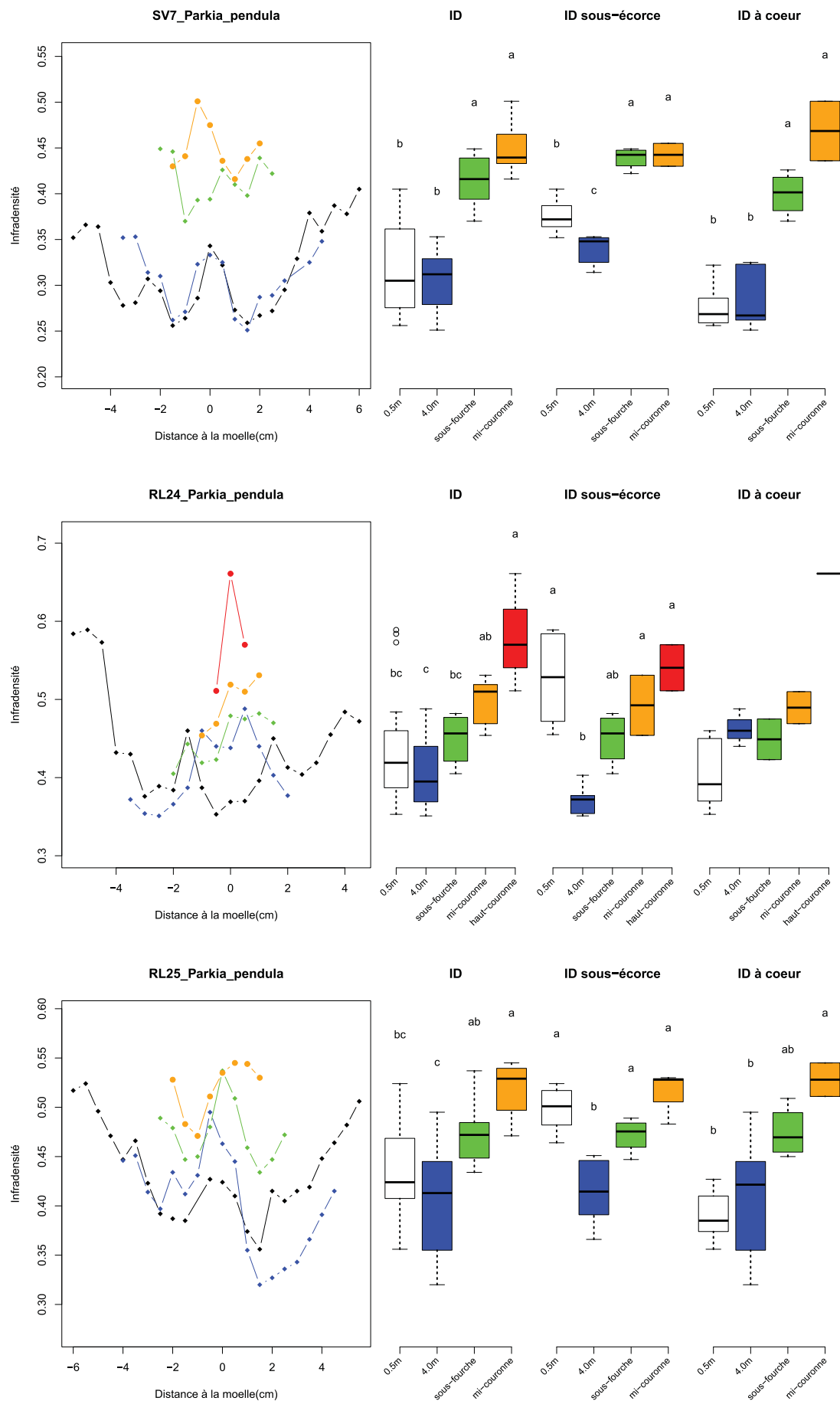


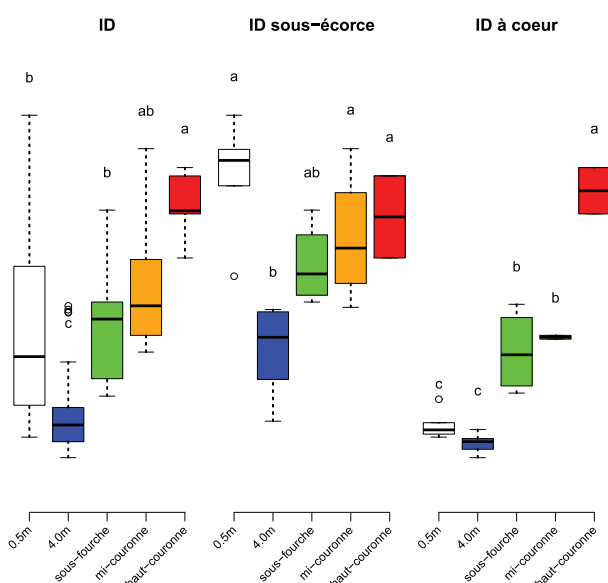
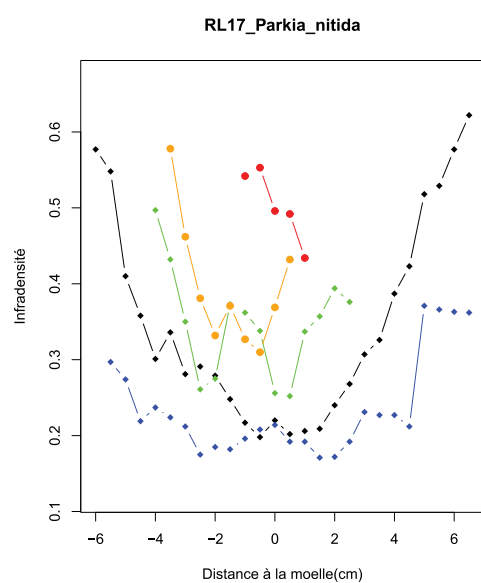
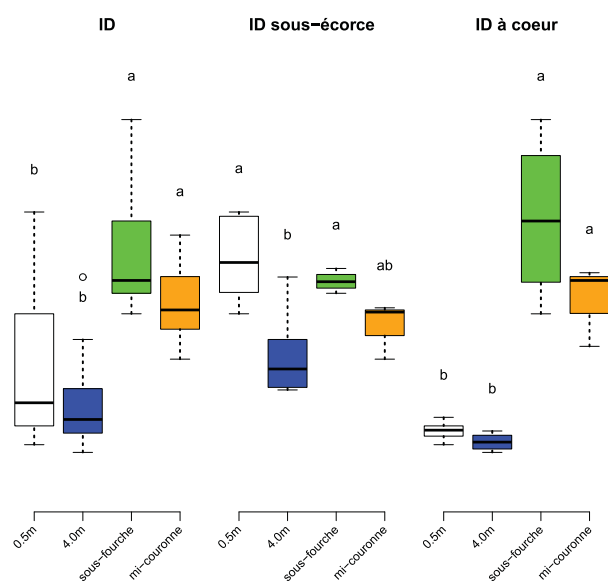
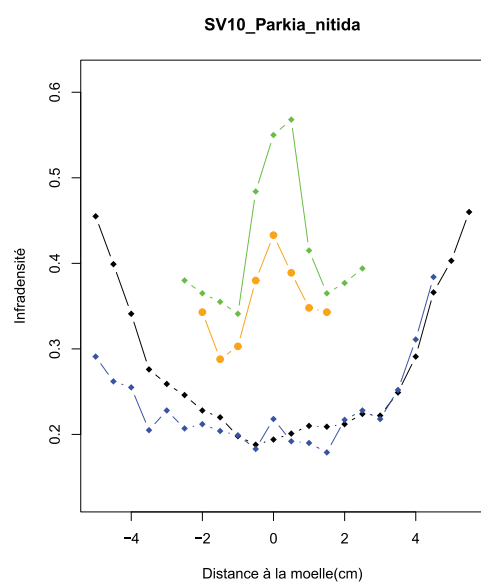
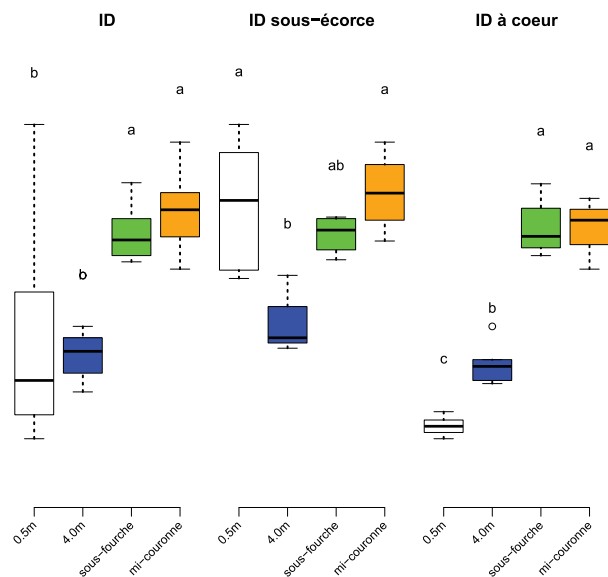
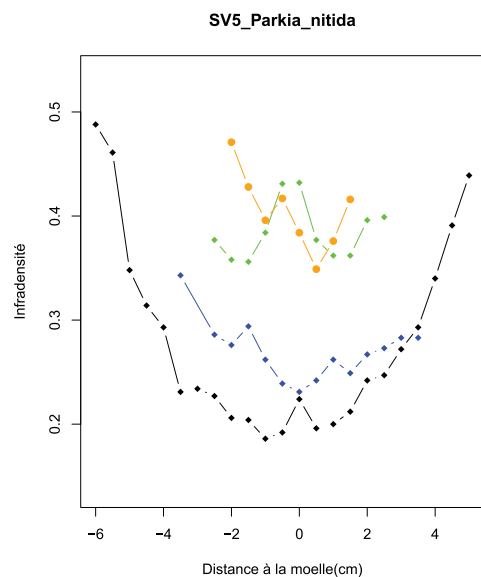
V. Annexe 5 : Variations verticales et analyses de variance de l'infradensité chez les Légumineuses échantillonnées. Chaque couleur représente une hauteur de coupe.

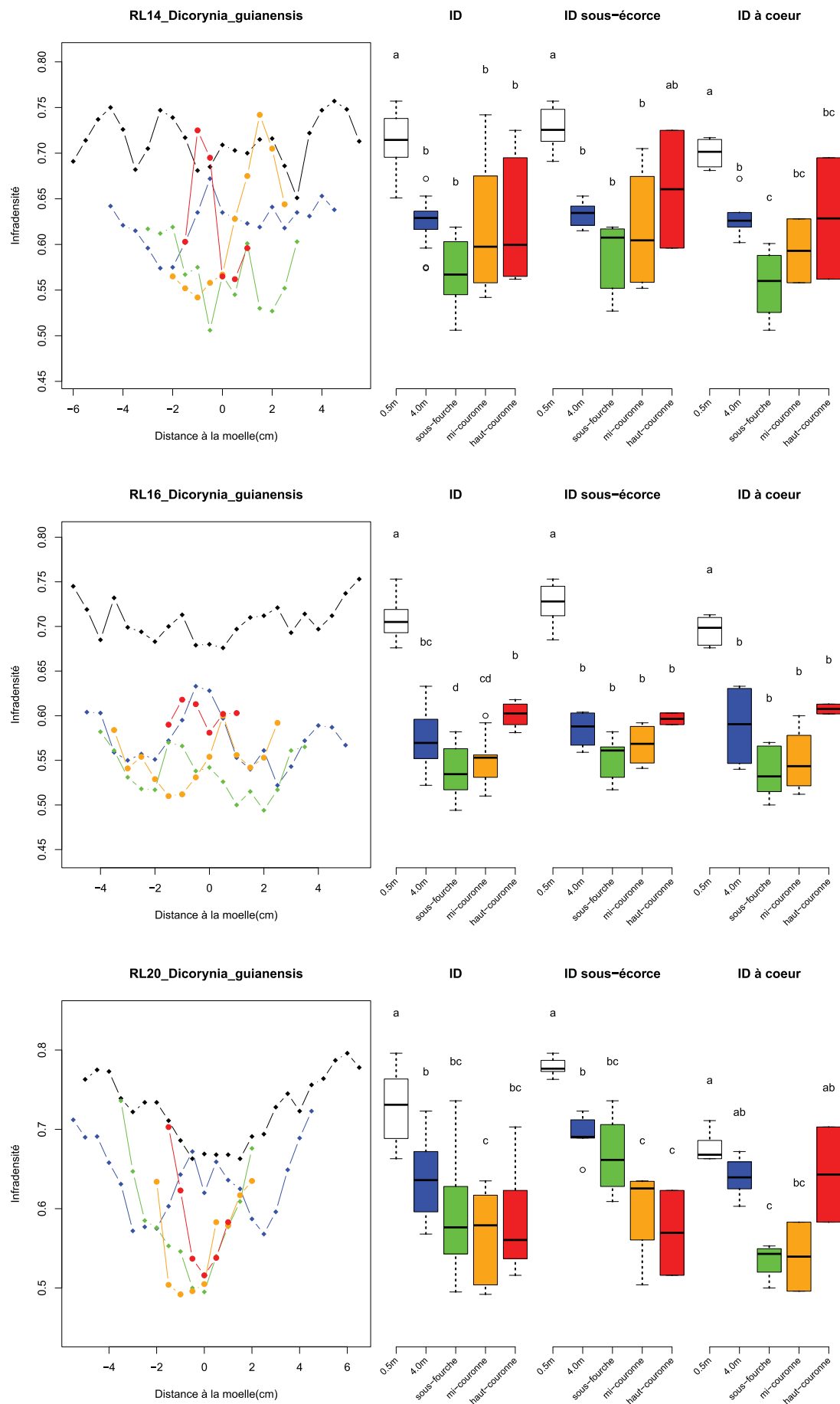
Les groupements sont issus d'un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif.

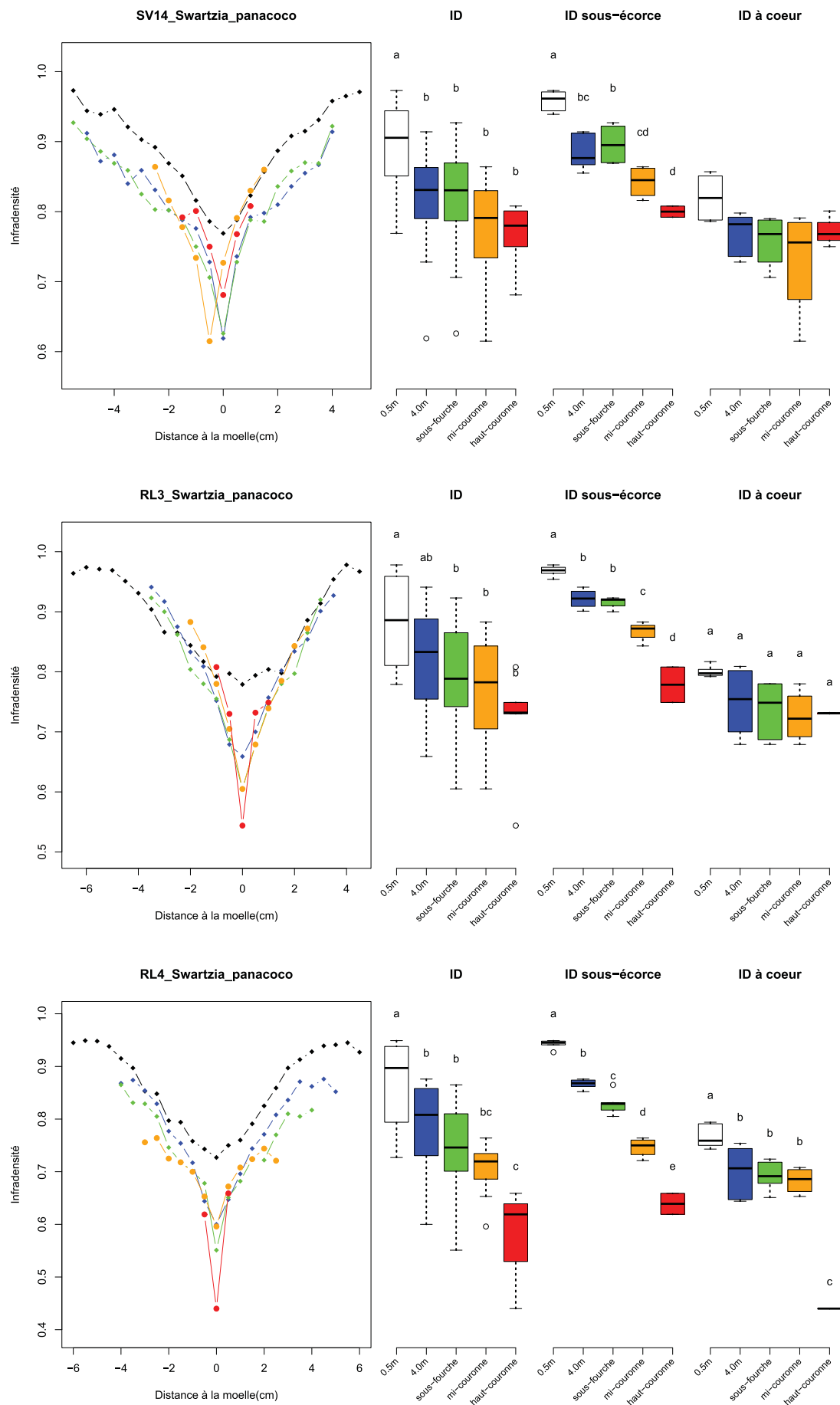


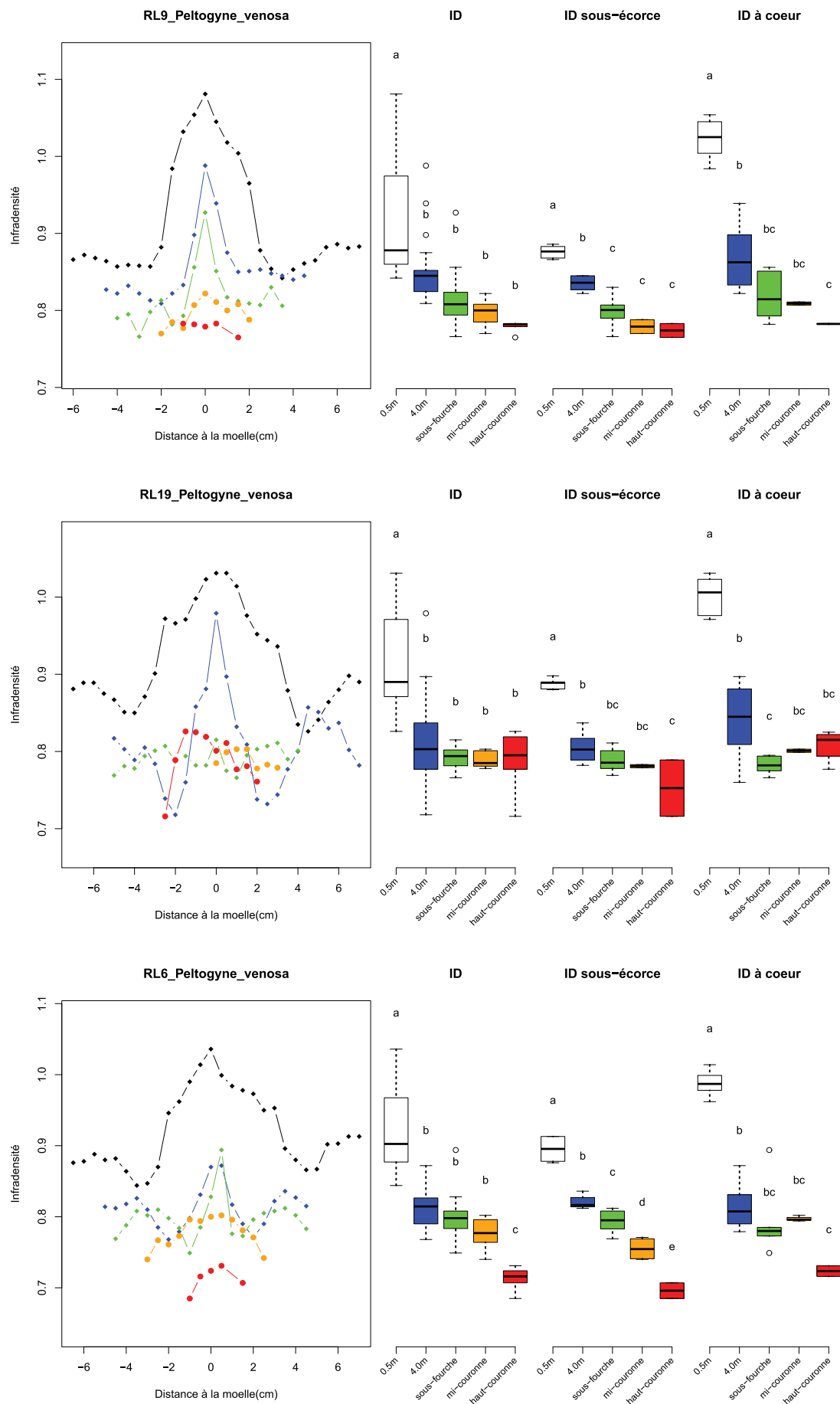


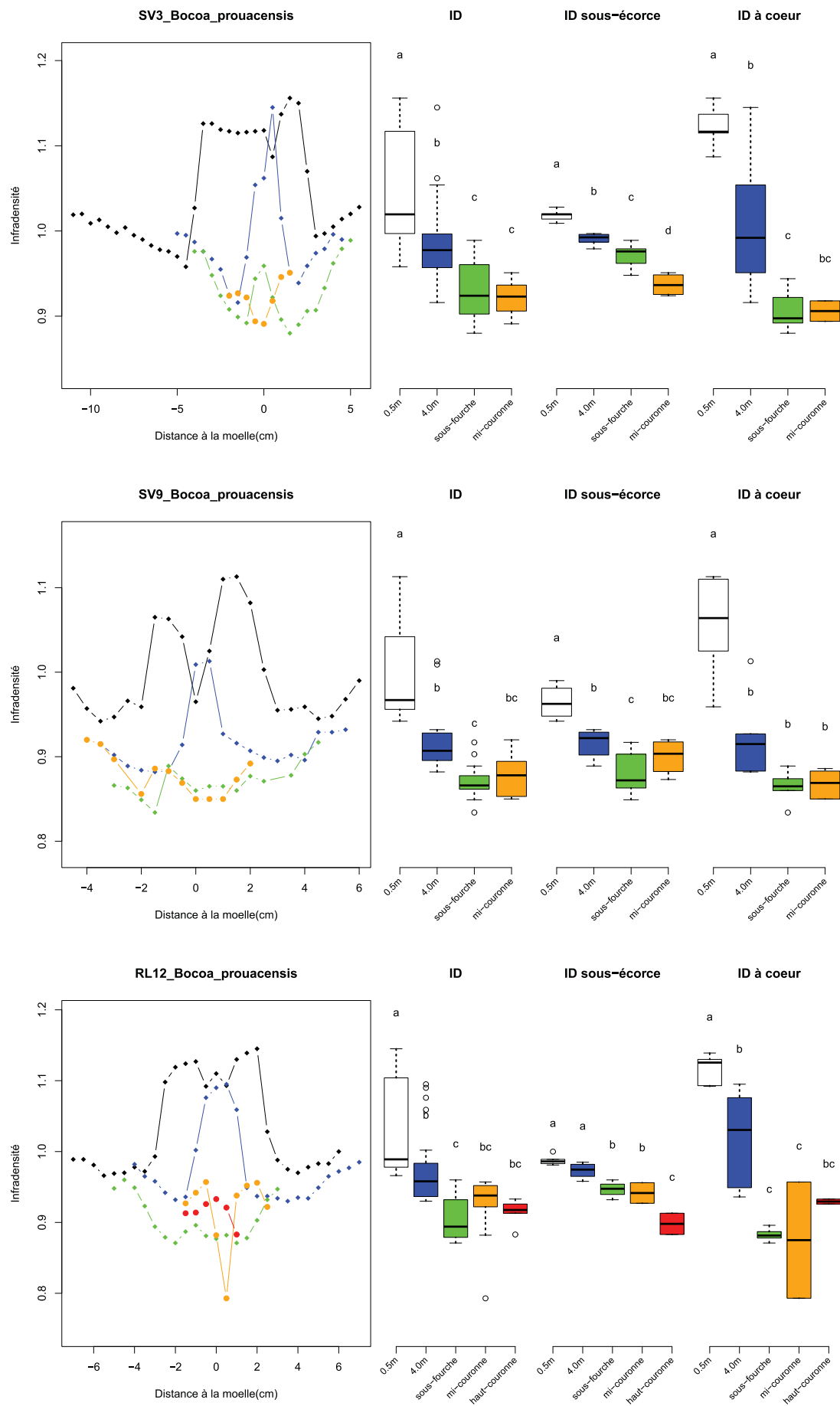


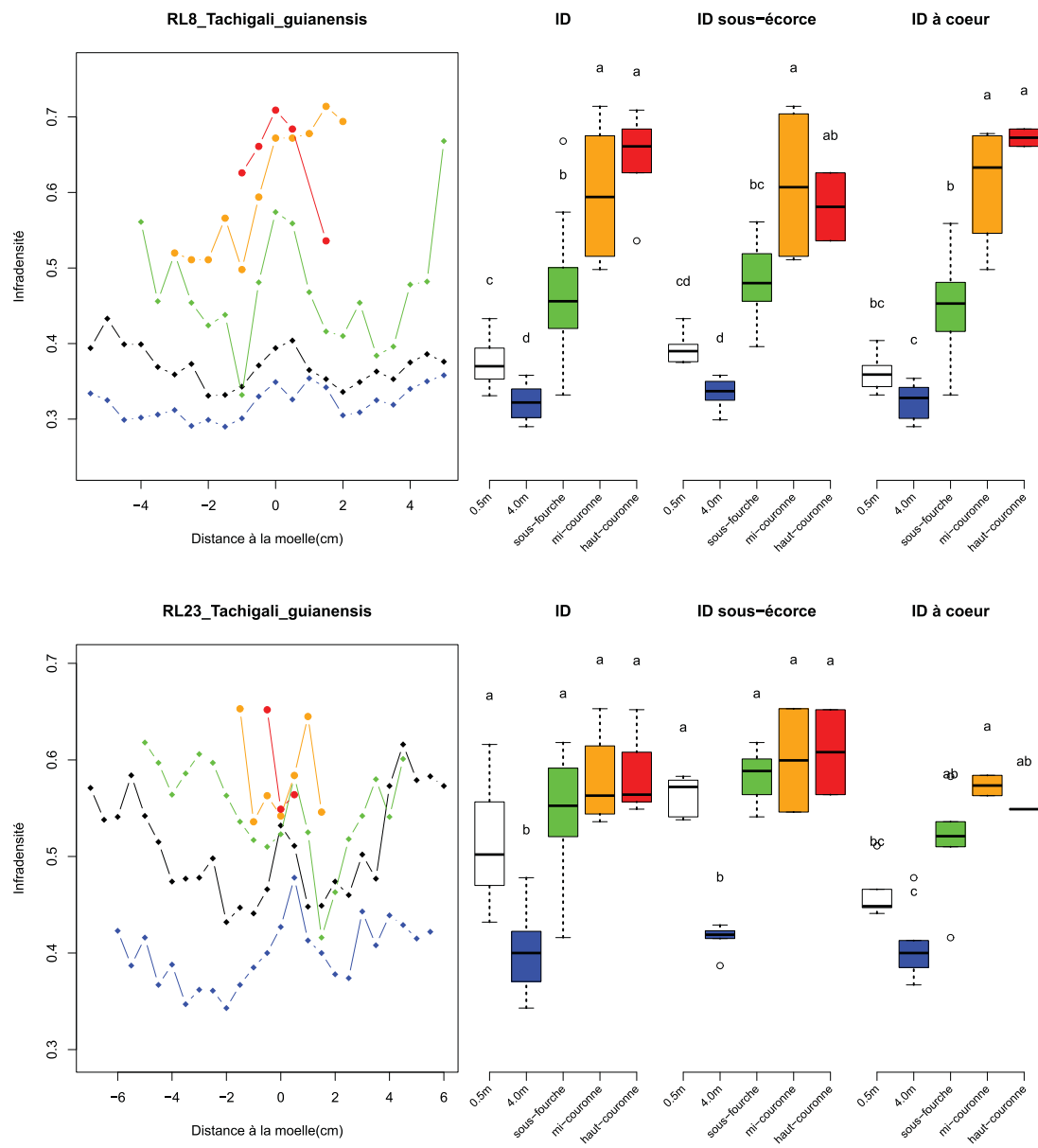


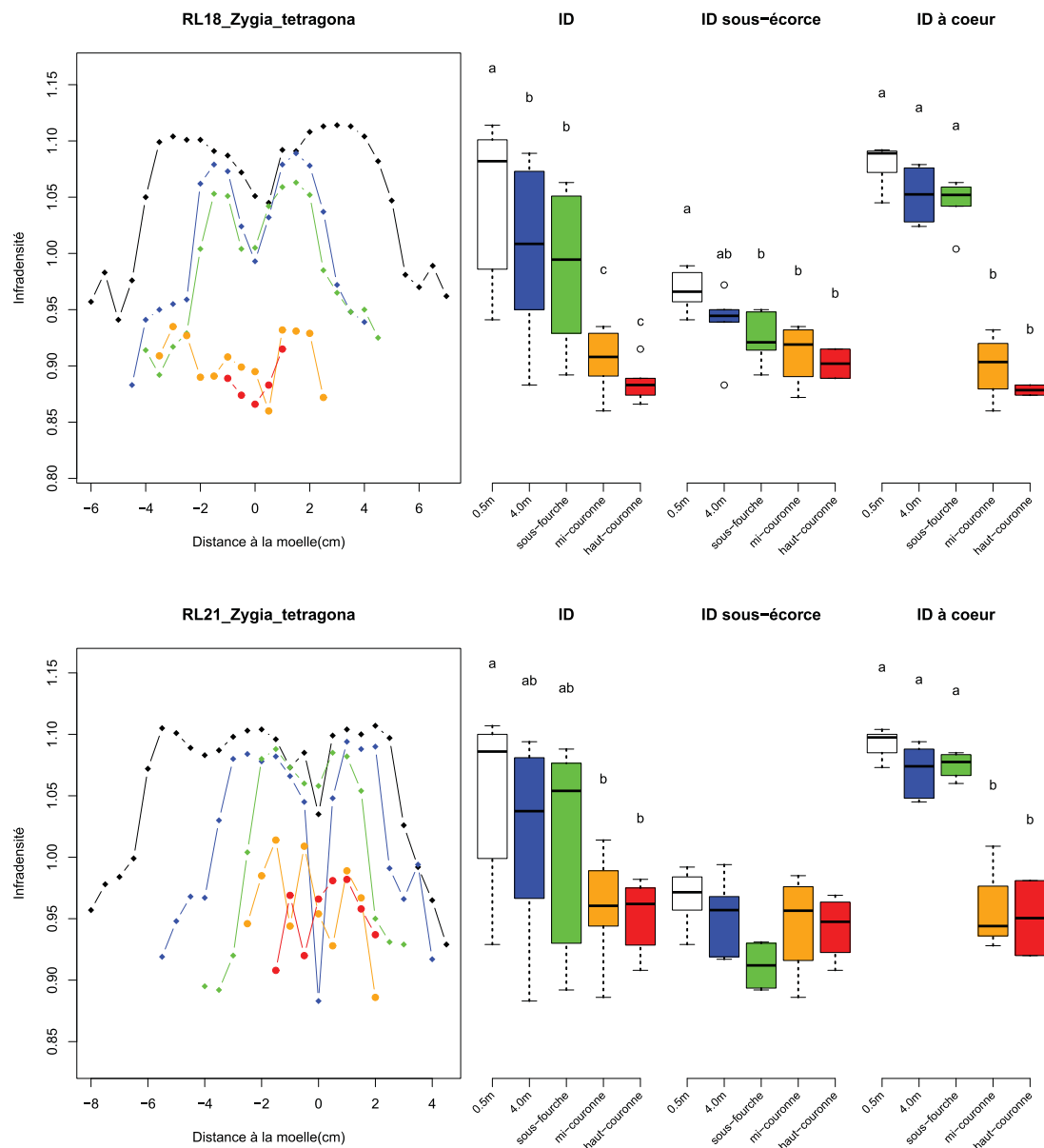


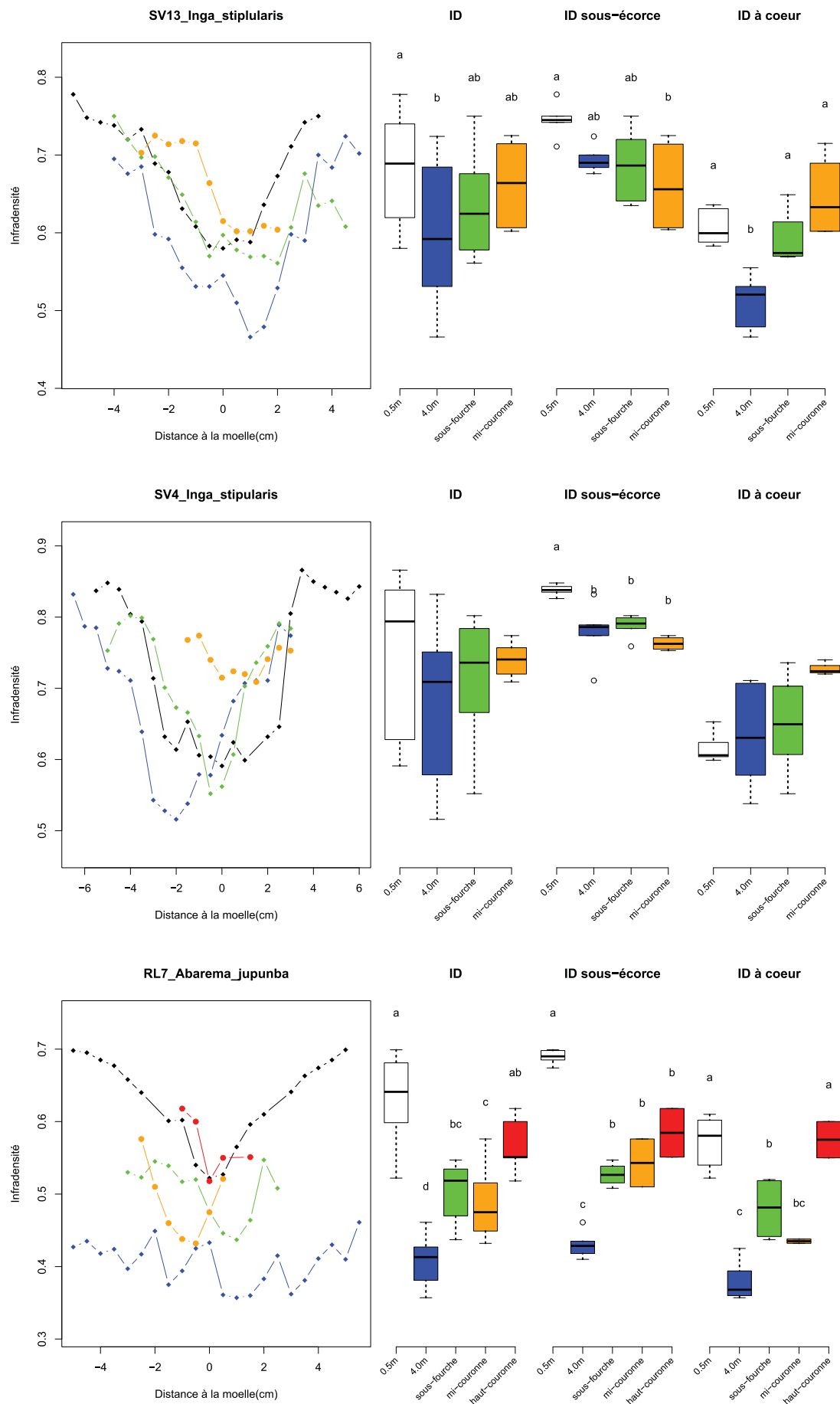


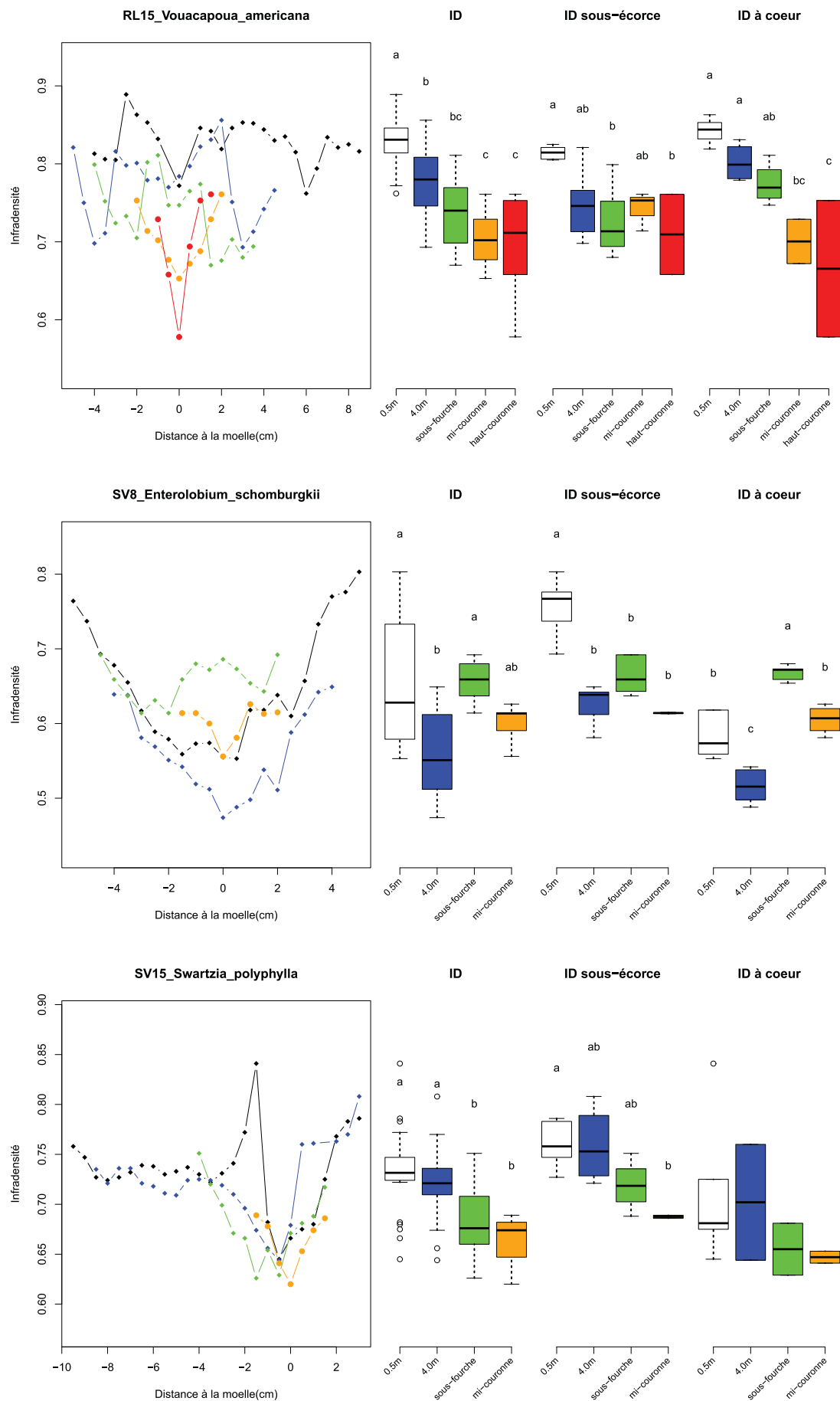


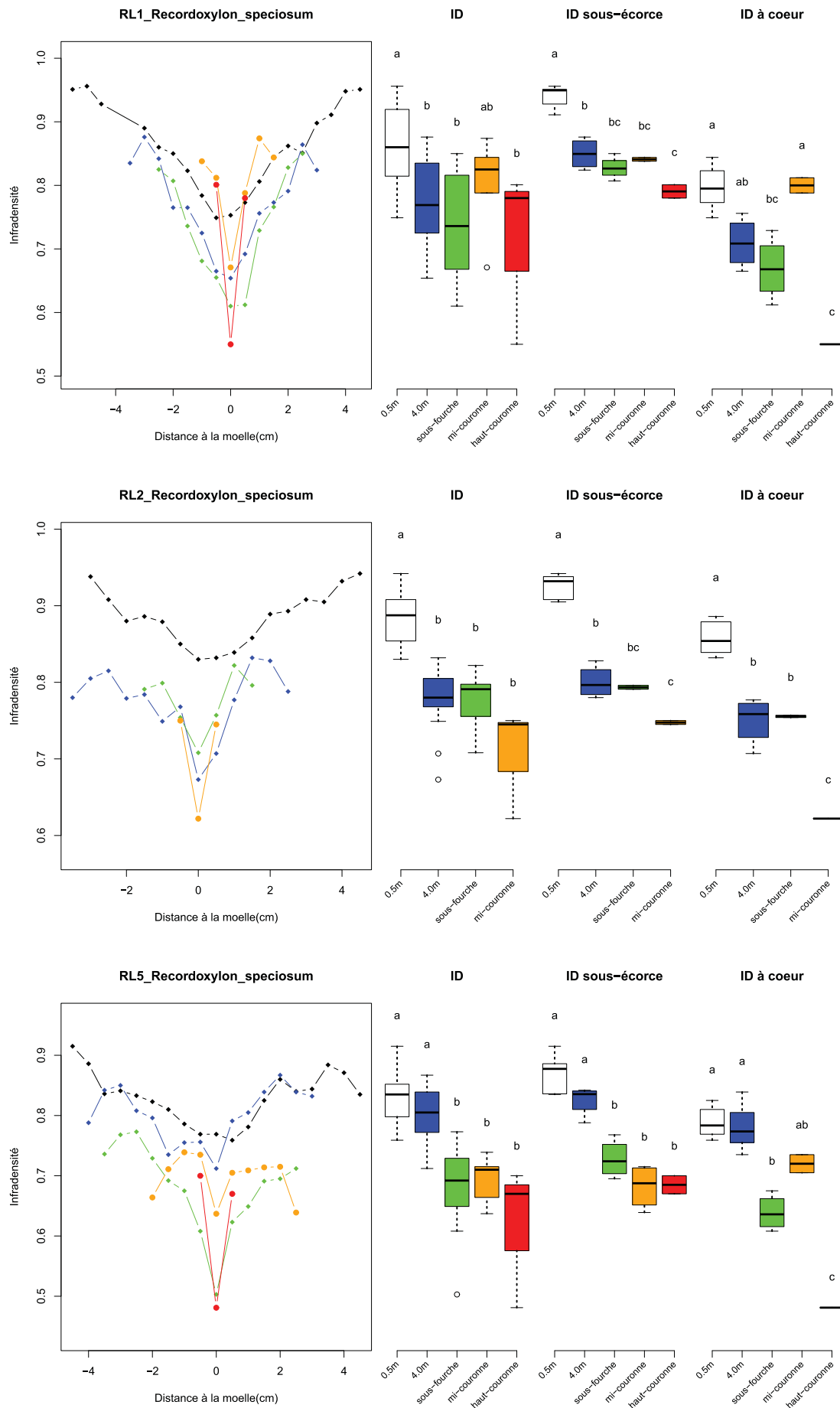












VI. Annexe 6 : Résultats des ajustements des modèles linéaires mixtes chez les essences à duramen clair et les essences pour lesquelles le taux d'extrait est inconnu.

Le tableau présente les valeurs d'AIC et de BIC pour chaque modèle et chaque espèce, la présence des effets aléatoires sont mentionnés par « x ». La variable prédite ainsi que l'effet fixe sont également présentés. Dist, distance radiale ; Inter., intercept ; ddl, degrés de liberté

		Effet aléatoires																			
		Variable prédite	Effet fixe	Individu			Hauteur de coupe			Rayon											
				Inter.	Dist	Dist²	Inter.	Dist	Dist²	Inter.	Dist	Dist²	ddl	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
mpcomplet	ID	-Dist + Dist²	x	x	x	x	x	x	x	x	x	13	-924,49	-881,68	-524,24	-486,47	-385,48	-348,60	-439,99	-401,12	
mp1	ID	-Dist + Dist²	x	x	x	x	x	x	-	x	x	12	-887,15	-847,63	-522,99	-488,12	-372,12	-338,08	-434,32	-398,44	
mp2	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	x	-	x	x	11	-885,77	-849,55	-524,99	-493,03	-374,07	-342,87	-436,32	-403,43	
mp3	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	x	-	x	-	10	-887,25	-854,32	-526,99	-497,93	-373,47	-345,11	-438,33	-408,42	
mp4	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	-	-	x	-	9	-888,69	-859,05	-528,99	-502,84	-366,31	-340,78	-438,68	-411,76	
mp5	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	x	x	-	-	x	-	8	-886,86	-860,52	-530,99	-507,74	-367,85	-345,16	-439,85	-415,93	
mp6	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	x	x	-	-	-	-	7	-866,54	-843,49	-531,41	-511,08	-336,39	-316,53	-423,07	-402,14	
mp7	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	-	x	-	-	-	-	5	-694,80	-678,33	-369,61	-355,09	-297,43	-283,25	-236,29	-221,34	
mlcomplet	ID	-Dist	x	x	X	x	x		x	x	X	9	-856,34	-826,66	-522,51	-496,30	-400,57	-374,97	-437,57	-410,59	
ml1	ID	-Dist	-	x		x	x	-	x	8		-839,11	-812,72	-523,90	-500,60	-377,99	-355,23	-431,39	-407,41		
ml2	ID	-Dist	-	x		x	x	-	x	7		-839,86	-816,77	-525,90	-505,51	-379,98	-360,07	-433,39	-412,41		
ml3	ID	-Dist	-	x		-	x	-	x	6		-731,05	-711,26	-433,04	-415,57	-344,40	-327,33	-328,73	-310,74		
		Effet aléatoires																			
		Variable prédite	Effet fixe	Individu			Hauteur de coupe			Rayon			ddl								
				Inter.	Dist	Dist²	Inter.	Dist	Dist²	Inter.	Dist	Dist²		AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC	AIC	BIC
mpcomplet	ID	-Dist + Dist²	x	x	x	x	x	x	x	x	x	13	-206,08	-180,22	-501,67	-462,45	-546,73	-507,51	-597,63	-556,12	
mp1	ID	-Dist + Dist²	x	x	x	x	x	x	-	x	x	12	-208,08	-184,21	-501,24	-465,03	-538,51	-502,30	-597,35	-559,03	
mp2	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	x	-	x	x	11	-210,08	-188,20	-503,24	-470,05	-538,85	-505,66	-599,35	-564,23	
mp3	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	x	-	x	-	10	-212,08	-192,19	-505,24	-475,07	-540,85	-510,67	-601,35	-569,42	
mp4	ID	-Dist + Dist²	-	x	x	x	x	-	-	x	-	9	-214,08	-196,18	-542,43	-479,74	-542,43	-515,28	-600,86	-572,13	
mp5	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	x	x	-	-	x	-	8	-216,08	-200,17	-495,21	-471,08	-544,43	-520,29	-602,86	-577,32	
mp6	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	x	x	-	-	-	-	7	-188,79	-174,86	-483,15	-462,03	-536,69	-515,57	-594,12	-571,76	
mp7	ID	-Dist + Dist²	-	x	-	-	x	-	-	-	-	5	-147,84	-137,90	-370,38	-355,29	-391,39	-376,30	-324,09	-308,12	
mlcomplet	ID	-Dist	x	x	X	x	x		x	x	X	9	-205,40	-187,34	-459,12	-431,90	-516,13	-488,92	-532,09	-503,31	
ml1	ID	-Dist	-	x		x	x	-	x	8		-207,40	-191,34	-459,96	-435,77	-512,87	-488,68	-534,09	-508,51		
ml2	ID	-Dist	-	x		x	x	-	x	7		-209,40	-195,35	-461,96	-440,79	-513,99	-492,82	-536,10	-513,71		
ml3	ID	-Dist	-	x		-	x	-	x	6		-163,00	-150,96	-409,26	-391,11	-401,61	-383,47	-388,02	-368,83		

Résultats des ajustements des modèles linéaires mixtes chez les essences pour lesquelles le taux d'extrait est connu.

Le tableau présente les valeurs d'AIC et de BIC pour chaque modèle et chaque espèce, la présence des effets aléatoires sont mentionnés par « x ». La variable prédite ainsi que l'effet fixe sont également présentés. Dist, distance radiale ; Inter., intercept ; ddl, degrés de liberté

			Effet aléatoires															
			Individu			Hauteur de coupe			Rayon			Dicorynia guianensis						
	Variable prédite	Effet fixe	Inter.	Dist	Dist ²	Inter.	Dist	Dist ²	Inter.	Dist	Dist ²			ddl	AIC	BIC	AIC	BIC
mpcomplet	IDc	-Dist + Dist ²	x	x	x	x	x	x	x	x	x	13	-671,86	-629,79	-936,14	-892,38	-591,30	-552,25
mp1	IDc	-Dist + Dist ²	x	x	x	x	x	x	-	x	x	12	-649,44	-610,60	-935,00	-894,61	-587,72	-551,67
mp2	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	x	x	x	x	-	x	x	11	-651,44	-615,84	-963,33	-926,15	-589,72	-556,68
mp3	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	x	x	x	x	-	x	-	10	-653,30	-620,94	-938,97	-905,31	-591,72	-561,68
mp4	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	x	x	x	-	-	x	-	9	-638,95	-609,83	-929,96	-899,67	-593,72	-566,69
mp5	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	-	x	x	-	-	x	-	8	-635,60	-609,71	-931,96	-905,04	-595,72	-571,69
mp6	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	-	x	x	-	-	-	-	7	-635,66	-613,01	-933,54	-909,98	-584,89	-563,86
mp7	IDc	-Dist + Dist ²	-	x	-	-	x	-	-	-	-	5	-508,54	-492,36	-740,14	-723,31	-517,76	-502,74
mlcomplet	IDc	-Dist	x	x	X	x	x	X	x	x	X	9	-658,86	-629,68	-933,70	-903,37	-606,93	-579,84
ml1	IDc	-Dist	-	x	X	x	x	X	-	x	X	8	-643,55	-617,62	-934,88	-907,91	-605,35	-581,26
ml2	IDc	-Dist	-	x	X	x	x	X	-	x	X	7	-645,53	-622,83	-936,76	-913,17	-607,34	-586,27
ml3	IDc	-Dist	-	x	X	-	x	X	-	x	X	6	-586,54	-567,09	-812,23	-792,00	-585,33	-567,27

VII. Annexe 7 : Résultats des ajustements par modèles linéaires mixtes chez les essences représentées par un seul individu.

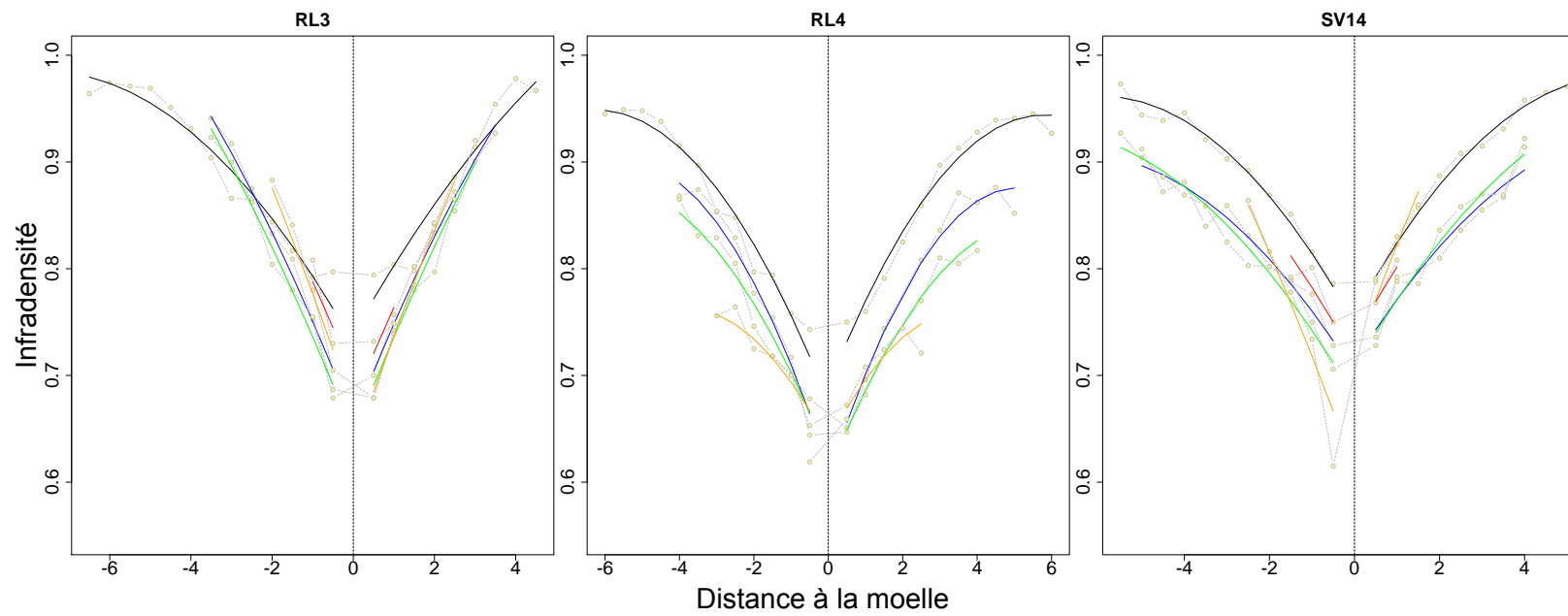
Le tableau présente les valeurs d'AIC et de BIC pour chaque modèle et chaque espèce, la présence des effets aléatoires sont mentionnés par « x ». La variable prédite ainsi que l'effet fixe sont également présentés. Dist, distance radiale ; Inter., intercept ; ddl, degrés de liberté

		Effet aléatoires														
		Individu			Hauteur de coupe			Rayon				Voucapoua americana		Enterolobium schomburgkii		
	Variable prédite	Effet fixe	Inter.	Dist	Dist ²	Inter.	Dist	Dist ²	Inter.	Dist	Dist ²	ddl	AIC	BIC	AIC	BIC
mpcomplet	IDc	-Dist + Dist ²	<div></div>	<div></div>	<div></div>	x	x	x	x	x	x	10	-209,67	-188,56	-212,08	-192,19
mpl	IDc	-Dist + Dist ²				x	x	x	-	x	x	9	-210,14	-191,14	-214,07	-196,17
mp2	IDc	-Dist + Dist ²				x	x	x	-	x	-	8	-212,02	-195,13	-216,07	-200,16
mp3	IDc	-Dist + Dist ²				x	x	-	-	x	-	7	-214,02	-199,24	-218,08	-204,15
mp4	IDc	-Dist + Dist ²				x	x	-	-	-	-	6	-211,95	-199,28	-190,79	-178,85
mlcomplet	IDc	-Dist	<div></div>	<div></div>	<div></div>	x	x	<div></div>	x	x	<div></div>	7	-227,21	-212,32	-209,40	-195,35
ml1	IDc	-Dist				x	x		-	x		6	-227,57	-214,81	-211,40	-199,36
ml2	IDc	-Dist				-	x		-	x		5	-219,38	-208,75	-165,00	-154,96
ml3	IDc	-Dist				-	x		-	-		4	-218,38	-209,87	-162,00	-153,97

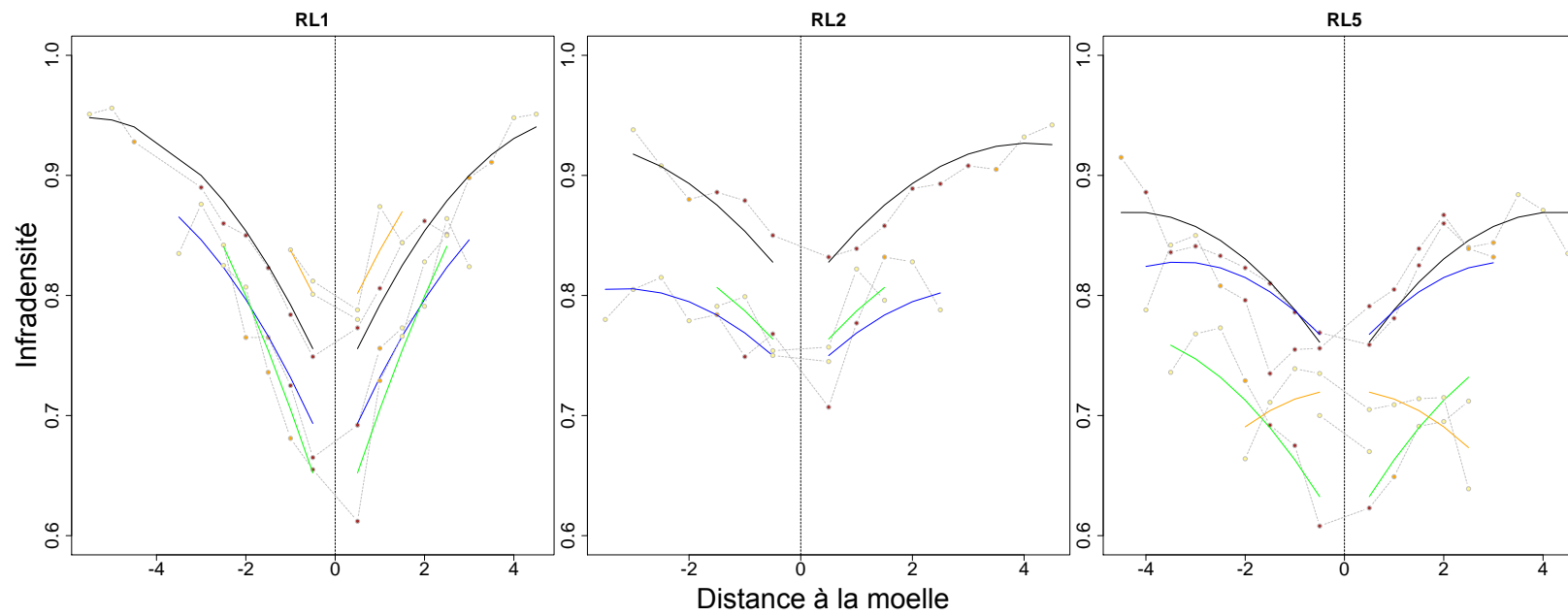
VIII. Annexe 8 : Ajustement des modèles linéaires à effet mixtes chez les
Légumineuses présentant un duramen non coloré ou pour lesquelles la quantité
d'extractibles est connue.

Les couleurs correspondent aux différentes hauteurs de coupe. Noir, 50cm ; Bleu, 400cm ;
Vert, sous-fourche ; Orange, mi-couronne : Rouge, haut-couronne.

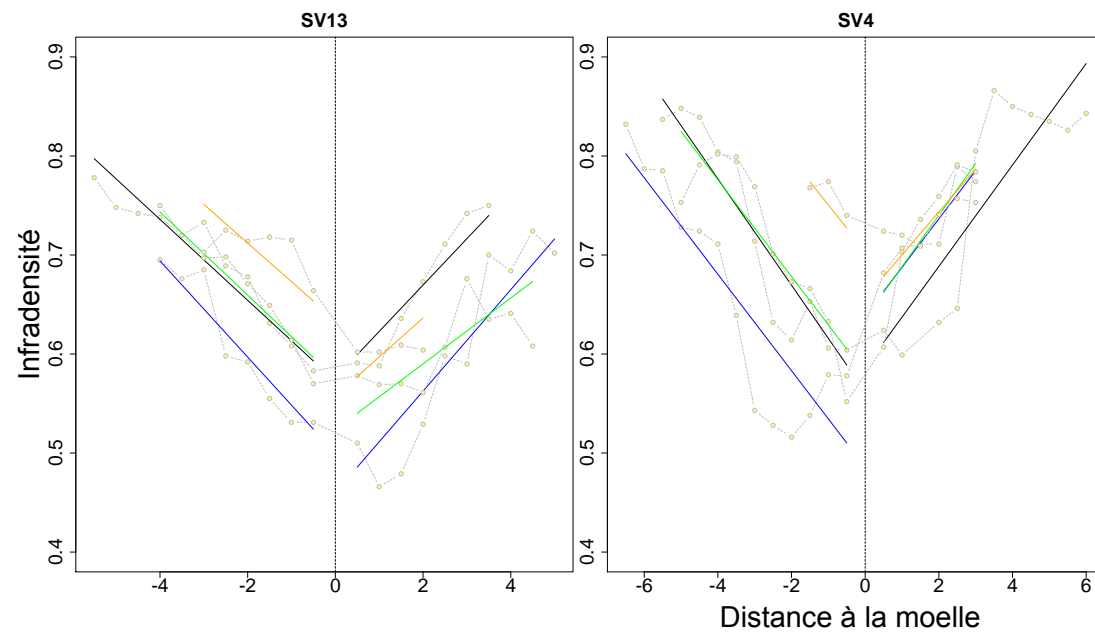
Swartzia panacoco



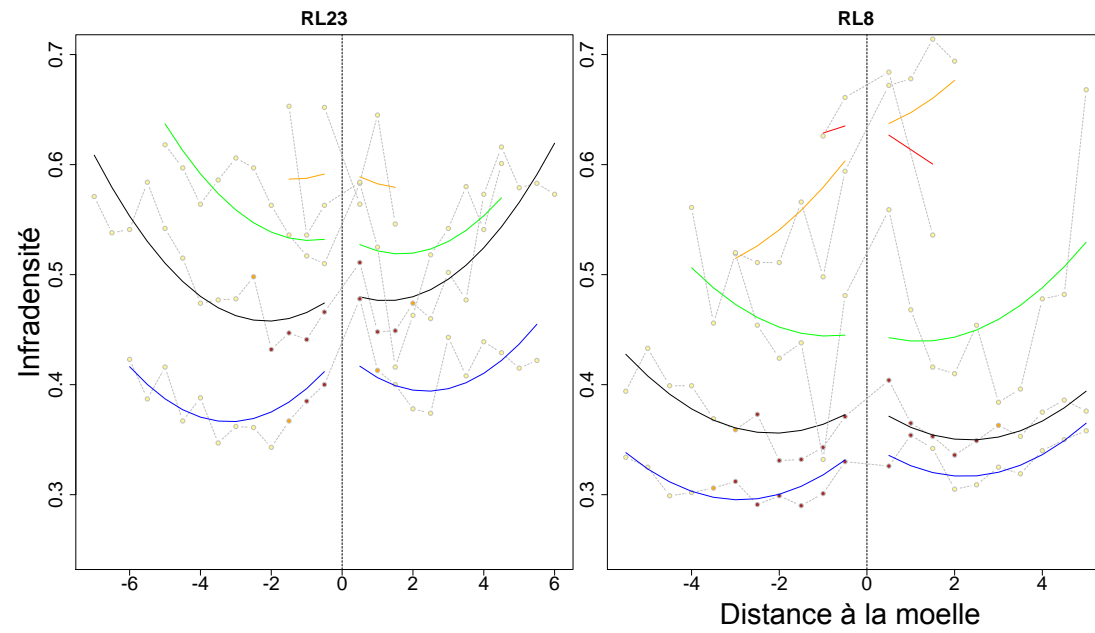
Recordoxylon speciosum



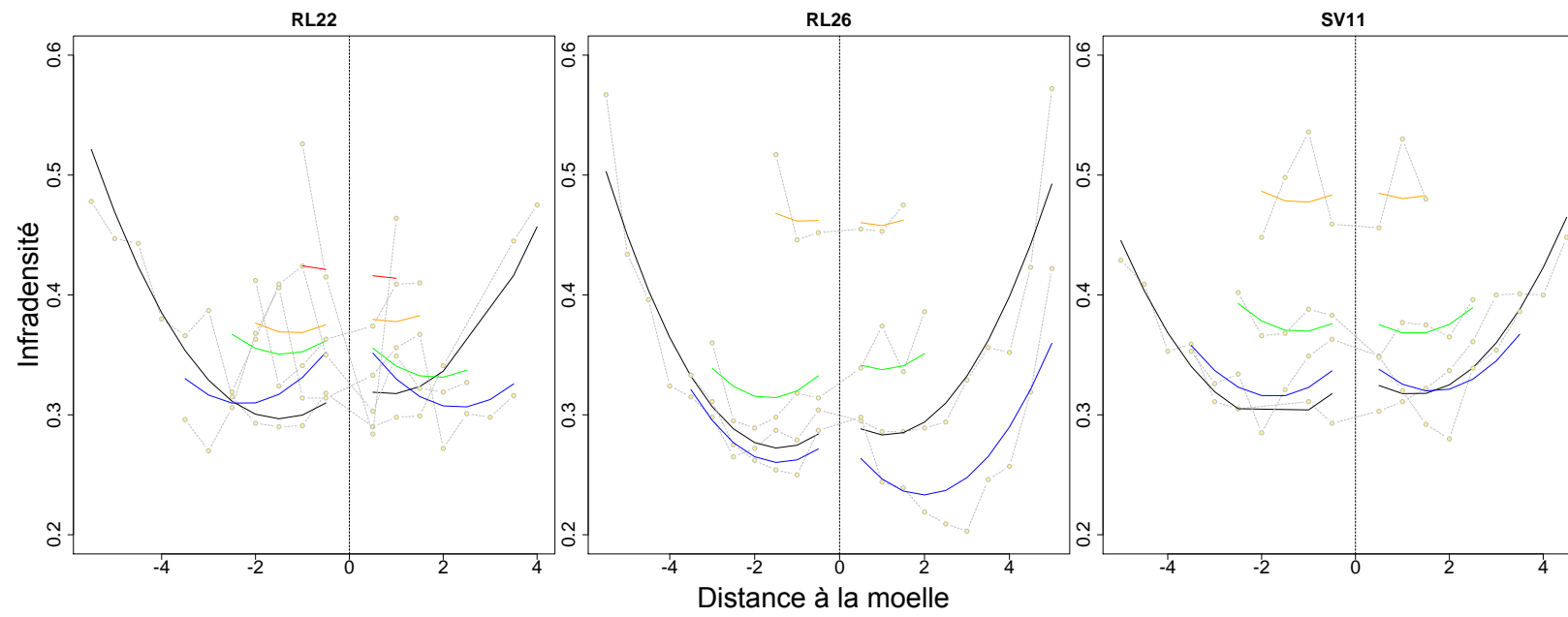
Inga stipularis



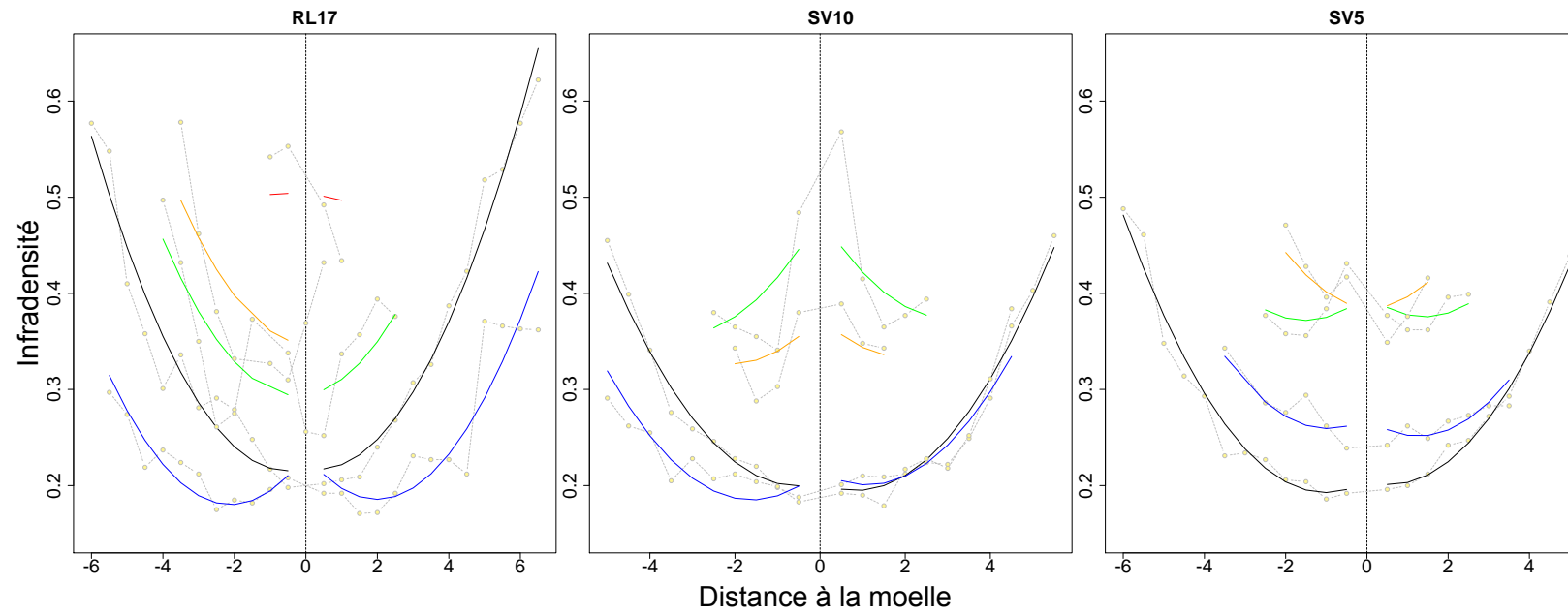
Tachigali guianensis



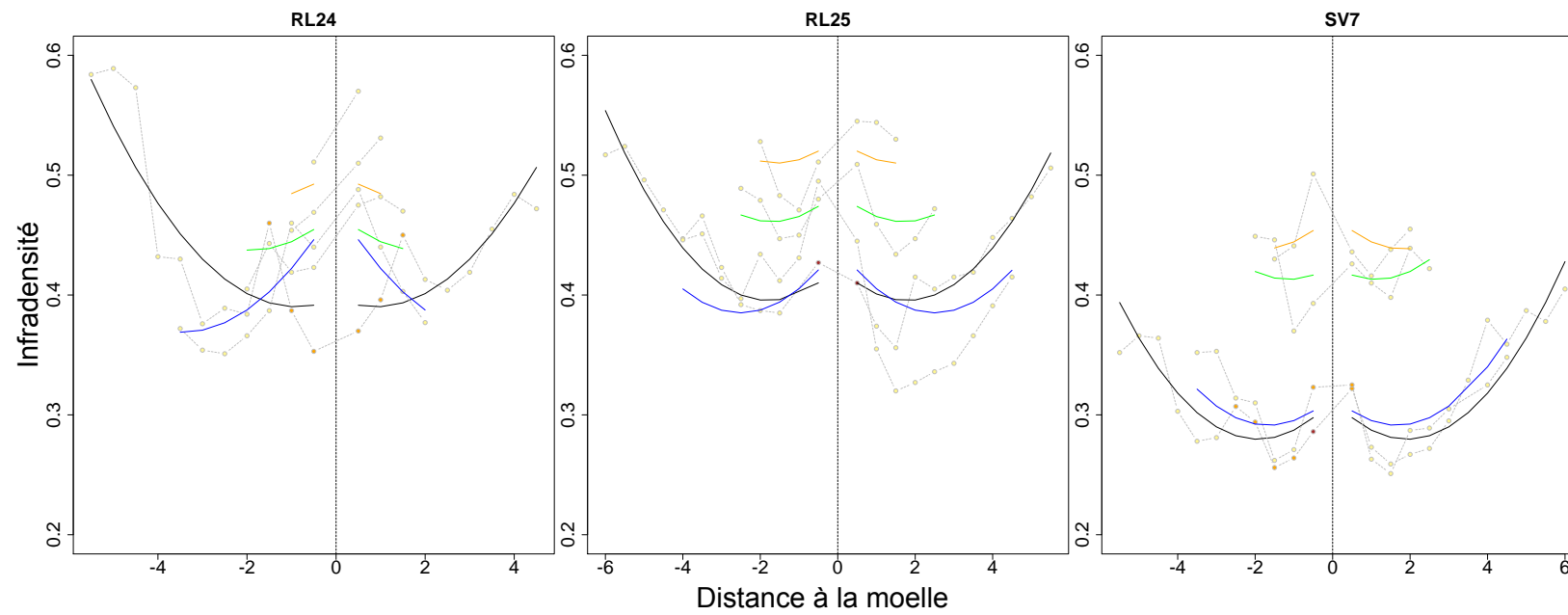
Parkia velutina



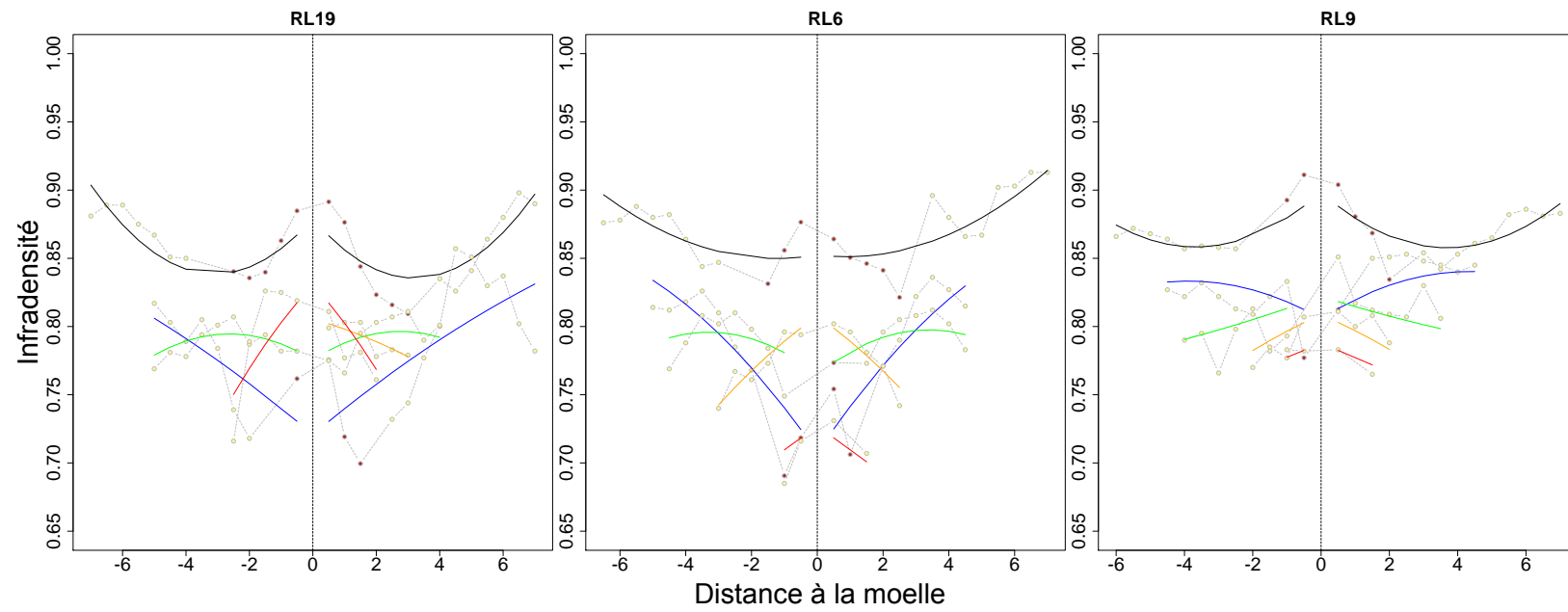
Parkia nitida



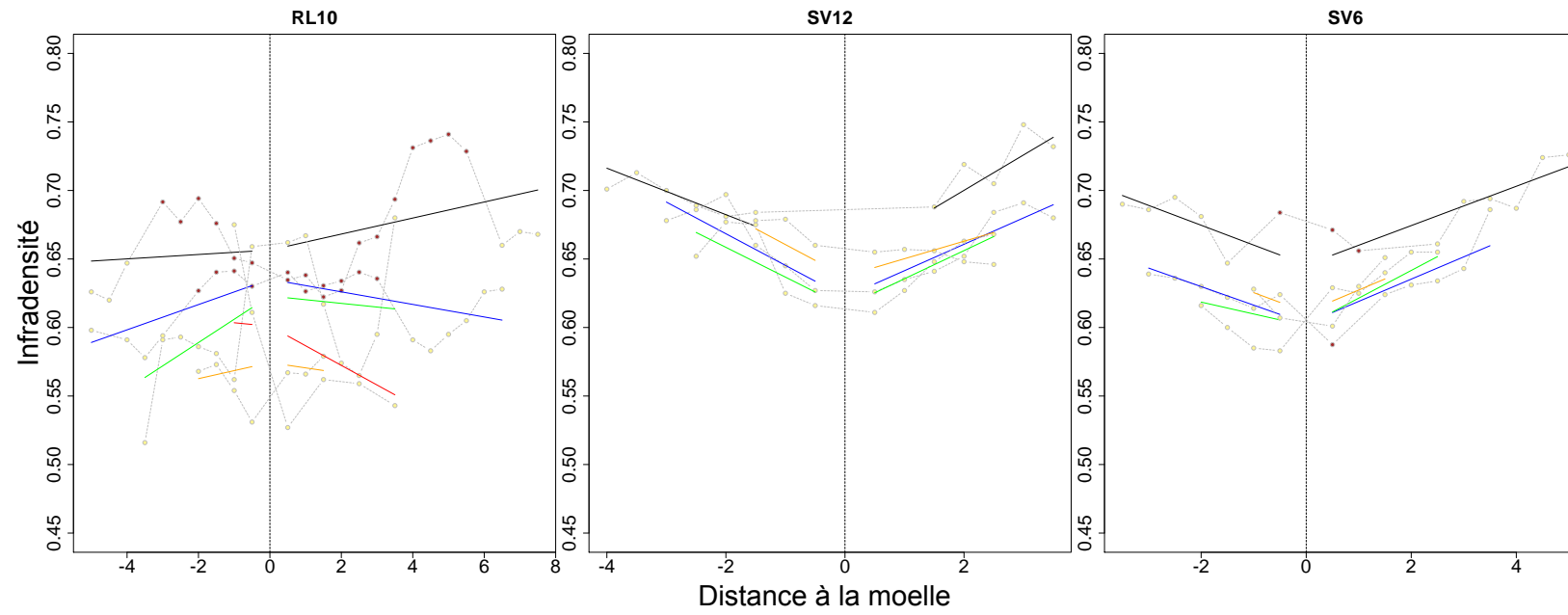
Parkia pendula



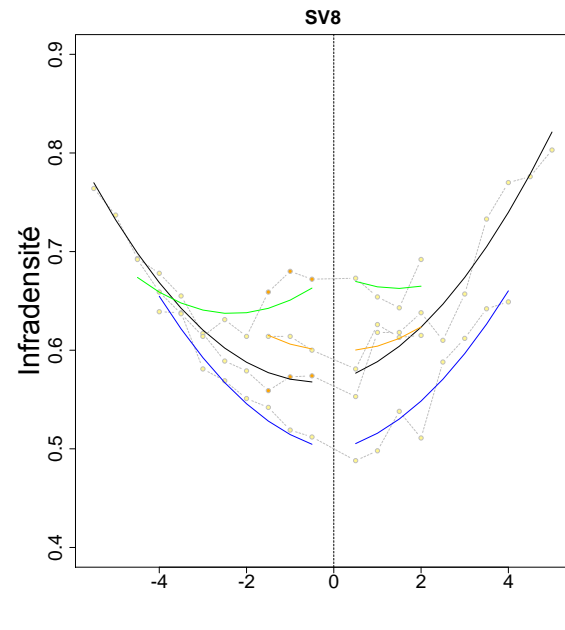
Peltogyne venosa



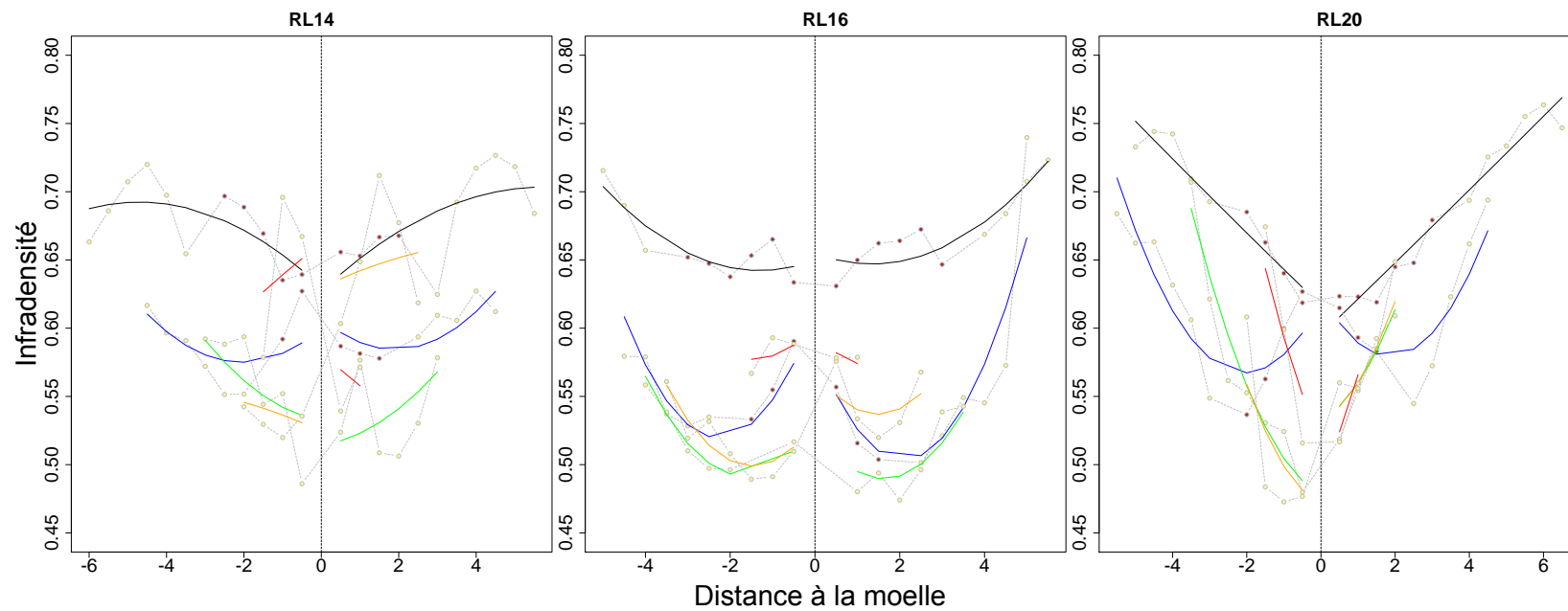
Eperua falcata



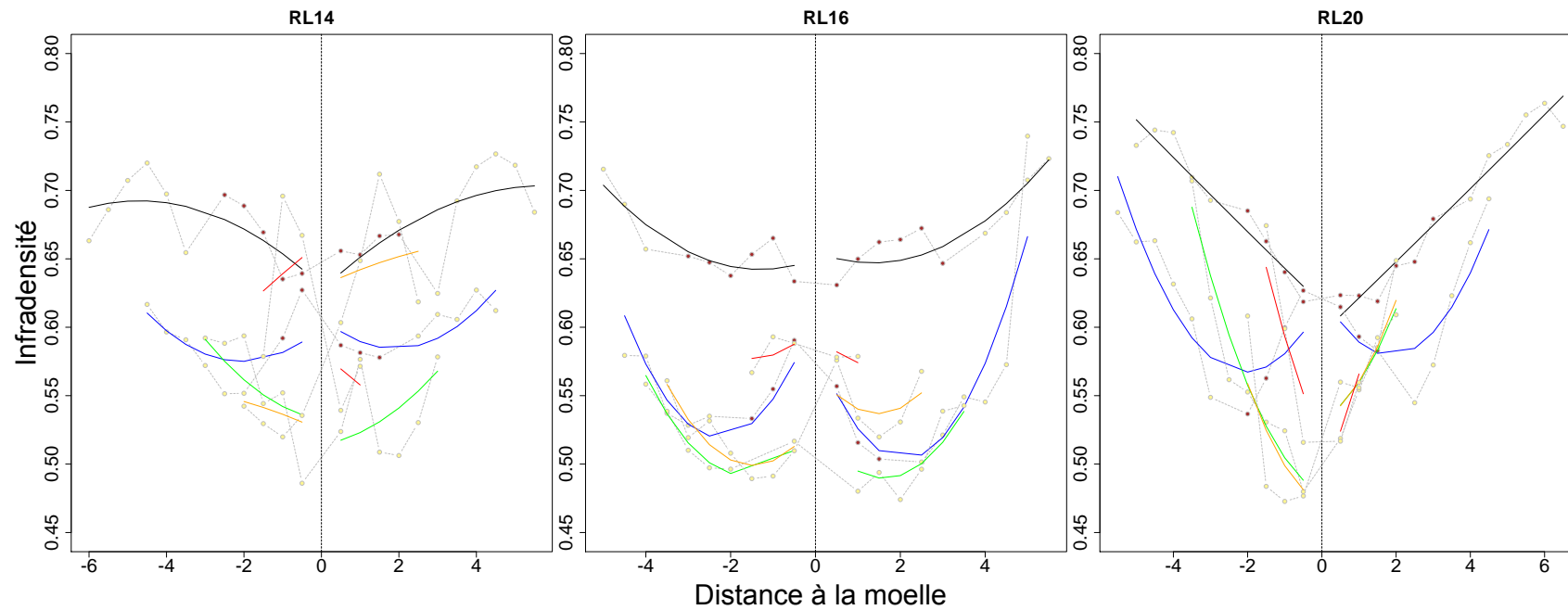
Enterolobium schomburgkii

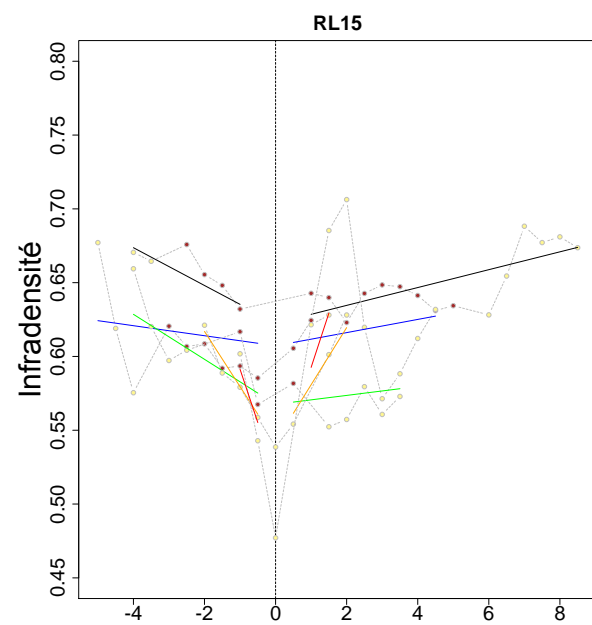


Dicorynia guianensis



Dicorynia guianensis



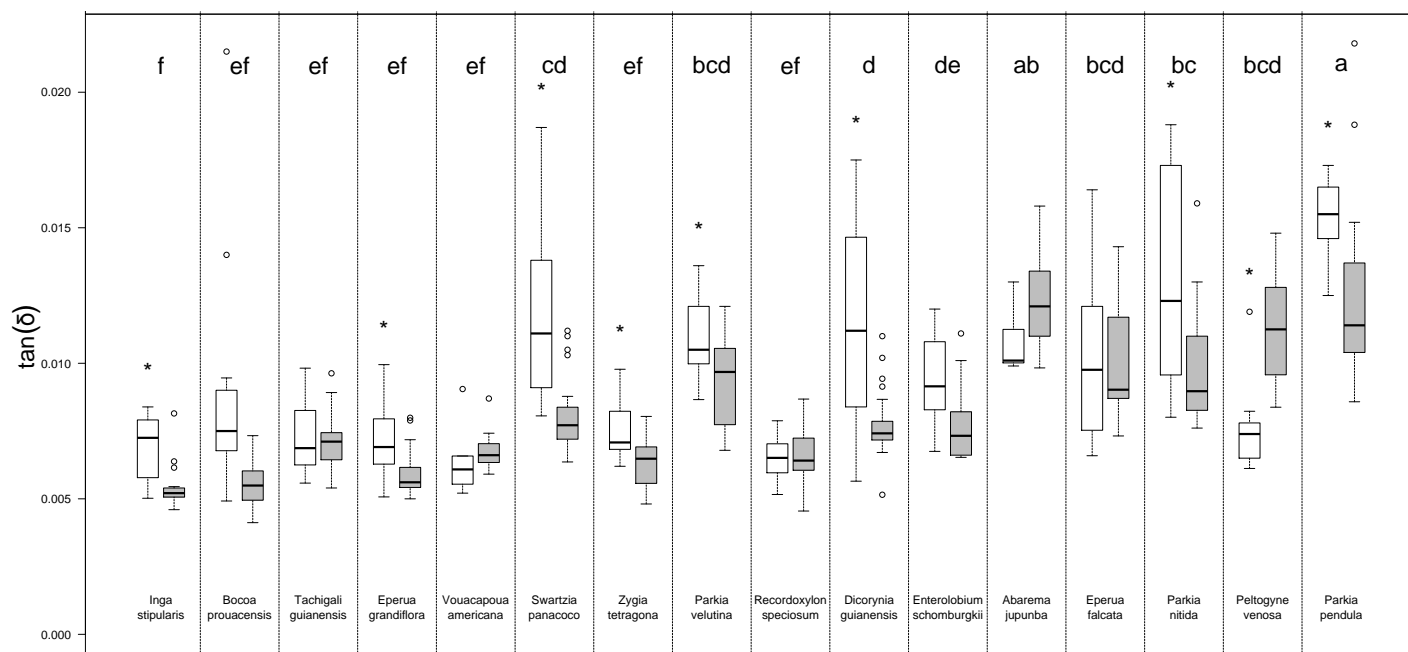


IX. Annexe 9 : Etude de l'amortissement chez les Légumineuses

Variation intra et interspécifique de l'amortissement ($\tan\delta$)

L'amortissement ($\tan\delta$) varie de 4.1 ‰ à 22 ‰ avec une moyenne de 8.6 ‰. L'essence qui a la rigidité spécifique la plus faible est aussi celle à bois le moins amortissant (moyenne de 6.1 ‰ chez *Inga*), et l'essence qui présente la plus forte rigidité spécifique est également celle à bois le plus amortissant (moyenne de 13 ‰ chez *Parkia pendula*). On retrouve également des différences de $\tan\delta$ en fonction de la position sur le rayon. De nombreuses essences (e.g. *Inga*, *Eperua falcata*, *Swartzia* et *Dicorynia*) présentent un bois plus amortissant à cœur que dans la périphérie. On ne détecte aucune essence présentant un amortissement significativement plus fort en périphérie qu'à cœur. Les autres essences ne présentent aucune différence significative (e.g. *Vouacapoua*, *Zygia*, *Enterolobium*).

De par la relation négative entre E/p et $\tan\delta$, les groupements établis par les tests de Tukey sont similaires pour E/p et $\tan\delta$ (voir Chapitre II), néanmoins, ils diffèrent pour certaines essences comme *Swartzia* et *Parkia velutina* chez qui on s'attendait à observer un $\tan\delta$ plus faible.

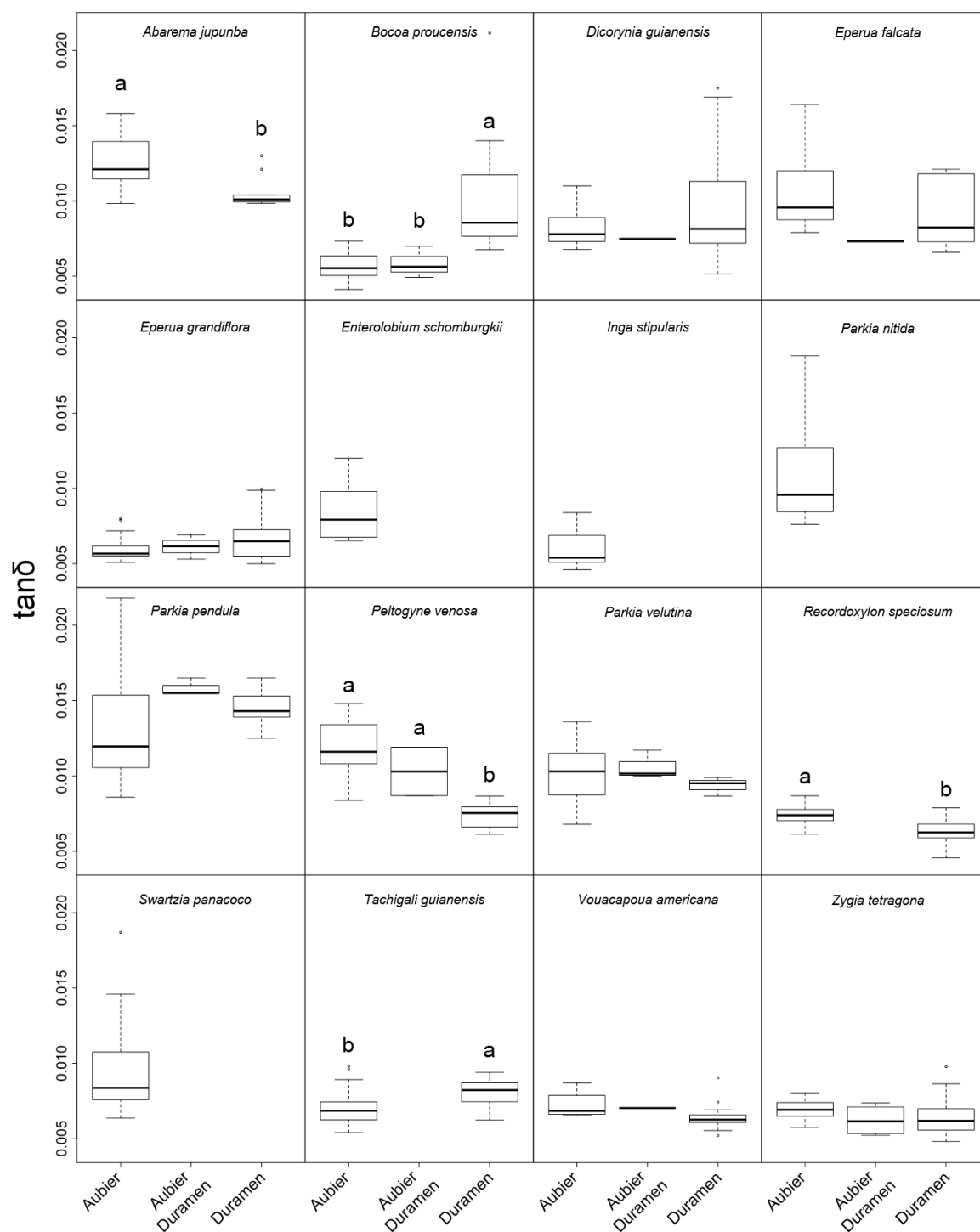


Variation interspécifique et intra-spécifique de l'amortissement ($\tan\delta$).

Les lettres représentent les groupements établis à l'échelle spécifique par un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal-Wallis significatif ($\chi^2 = 310.3$, ddl = 15, $p < 0.001$). Les étoiles signifient les différences significatives entre le cœur (blanc) et la périphérie (gris) de la section pour chaque espèce (Test de Kruskal Wallis au seuil de significativité 0.05).

Amortissement ($\tan\delta$) et type de bois

Chez de nombreuses espèces à duramen coloré, on ne distingue aucune différence significative de $\tan\delta$ entre l'aubier et le duramen (e.g. *Eperua*, *Dicorynia*, *Vouacapoua*, *Zygia*). Chez *Abarema*, *Peltogyne* et *Recordoxylon* le duramen présente un $\tan\delta$ plus faible que dans l'aubier, alors que chez *Bocoa*, le duramen présente un $\tan\delta$ plus fort que dans l'aubier.

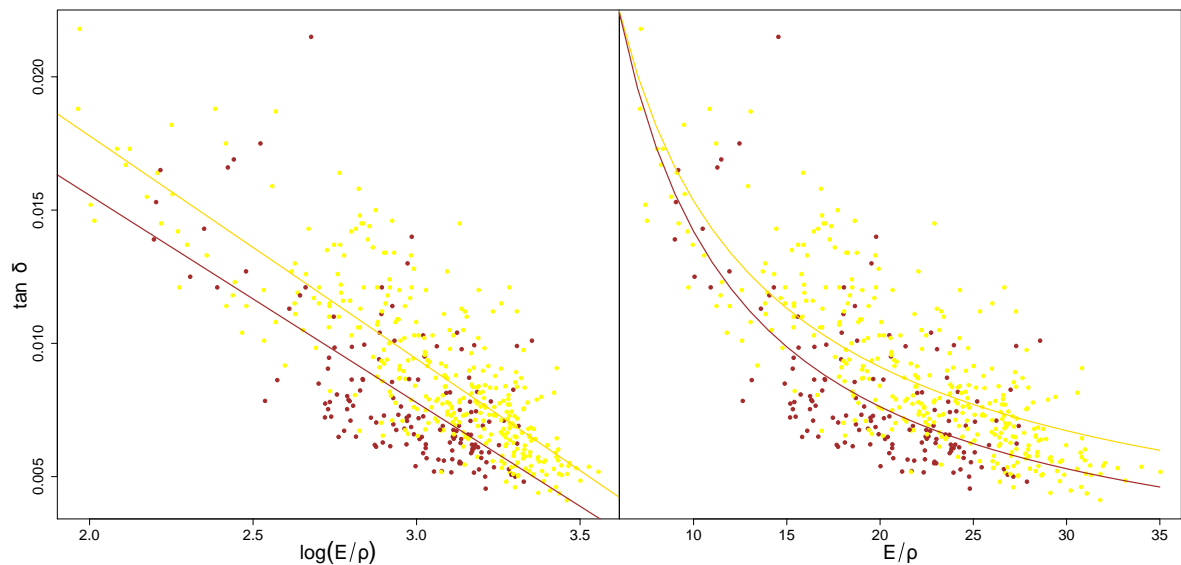


Variation de l'amortissement ($\tan\delta$) en fonction du type de bois.

Les groupements sont issus d'un test de Tukey à la suite d'un test de Kruskal Wallis significatif. Les essences pour lesquelles on ne détecte pas de différence entre les types de bois, sont exemptes d'annotation.

Effet de la duraminisation sur la relation entre $\tan\delta$ et E/p

L'amortissement ($\tan\delta$) est négativement relié au module spécifique (E/p). L'analyse de covariance mettant en relation $\tan\delta$ et $\log(E/p)$ avec le type de bois (aubier ou duramen) comme covariant révèle que le type de bois n'a pas d'effet sur la pente de la relation (-0.0084 pour l'aubier, -0.0077 pour le duramen, $F=0.687$, $p-v = 0.4$) mais a un effet significatif sur l'intercept (0.035 pour l'aubier, 0.031 pour le duramen, $F=77.38$, $p-v < 0.001$). Pour une même valeur de $\log(E/p)$, l'amortissement sera plus faible pour des éprouvettes duraminisées.



La relation entre $\tan \delta$ et E/ρ dans le duramen (marron) et l'aubier (jaune).

Relation linéaire entre $\tan \delta$ et $\log(E/\rho)$ et effet du type de bois (à gauche). Ajustements puissance entre $\tan \delta$ et E/ρ

Effet de l'espèce, de l'individu et du type de bois sur l'amortissement ($\tan \delta$) à l'échelle spécifique ou générique

Différents modèles linéaires mixtes ont permis de tester la pertinence des effets aléatoires liés à l'espèce (lorsque plusieurs espèces du même genre ont été échantillonnées), à l'individu ou au type de bois sur l'amortissement prédit par $\log(E/\rho)$ comme effet fixe.

La prochaine figure illustre ce paragraphe par quelques relations entre $\tan \delta$ et E/ρ à l'échelle spécifique ou générique par des modèles linéaires ou puissance ajustées en réponse aux résultats des modèles linéaire mixtes sur $\log(E/\rho)$.

Chez le genre *Parkia*, l'amortissement ne dépend d'aucun des effets testés, un modèle linéaire simple et le plus adapté (voir figure suivante). Chez le genre *Eperua*, on détecte cependant un effet de l'espèce, de l'individu et du type de bois sur la pente de la relation $\tan \delta - \log(E/\rho)$. Chez *Bocoa*, *Zygia*, *Dicorynia* (voir figure suivante), *Inga*, *Swartzia* et *Voucapoua* les modèles linéaires simples ont été sélectionnés, suggérant aucun effet aléatoire significatif. Cependant, chez *Peltogyne* et *Recordoxylon*, seul l'effet aléatoire du type de bois a été (voir figure suivante). Chez *Enterolobium* et *Abarema*, aucune relation n'a été détectée entre $\tan \delta$ et $\log(E/\rho)$, donc aucun modèle n'a été sélectionné.

Sélection des modèles explicatifs de l'amortissement par $\log(E/\rho)$ incluant des effets aléatoires liées à l'espèce, à l'individu et au type de bois. N, nombre d'arbre par espèce ; Inter., intercept. Les 'x' signifient la présence de l'effet dans le modèle considéré. Le modèle sans effet est un modèle linéaire classique.

Taxon	N	Variable prédite	Effet fixe	Effet aléatoires						AIC	BIC
				Espèce		Individu		type de bois			
				Inter.	Pente	Inter.	Pente	Inter.	Pente		
<i>Parkia nitida</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	x	x	x	x	x	x	-78,487	-55,502
<i>Parkia velutina</i>	2		Log(E/ρ)	x	x	x	x	-	x	-80,487	-60,056
<i>Parkia pendula</i>	2		Log(E/ρ)	x	x	-	x	-	x	-82,487	-64,610
			Log(E/ρ)	-	x	-	x	-	x	-70,042	-54,846
			Log(E/ρ)	-	x	-	x	-	-	-83,016	-70,247
			Log(E/ρ)	-	x	-	-	-	-	-84,263	-74,048
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-84,000	-76,339
<i>Eperua falcata</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	x	x	x	x	x	x	-44,170	-24,882
<i>Eperua grandiflora</i>	2		Log(E/ρ)	x	x	x	x	-	x	-45,605	-28,460
			Log(E/ρ)	x	x	-	x	-	x	-45,867	-30,866
			Log(E/ρ)	-	x	-	x	-	x	-47,867	-35,008
			Log(E/ρ)	-	x	-	x	-	-	-40,073	-29,357
			Log(E/ρ)	-	x	-	-	-	-	-22,976	-14,403
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-20,690	-14,261
<i>Bocoa prouacensis</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-10,452	-0,192
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-9,537	-0,742
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-11,537	-4,208
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-13,537	-7,674
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-13,537	-7,674
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-15,537	-11,140
<i>Zygia tetragona</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-14,344	-4,306
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-16,343	-7,739
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-18,343	-11,173
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-20,343	-14,607
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-20,343	-14,607
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-22,344	-18,042
<i>Peltogyne venosa</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-39,002	-27,180
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-35,623	-25,489
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-28,528	-20,340
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	13,320	20,075
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-44,946	-38,191
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	11,319	16,386
<i>Dicorynia guianensis</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-17,115	-5,838
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-19,115	-9,449
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-8,728	-0,951
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-22,796	-16,352
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-23,812	-17,368
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-24,796	-19,963
<i>Recordoxylon speciosum</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-40,916	-30,440
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-42,916	-33,937
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-44,916	-37,433
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-40,579	-34,593
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-49,997	-44,011
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-42,580	-38,090
<i>Abarema jupumba</i>	1	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-10,981	-4,011
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-16,982	-12,999
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-16,985	-13,997
<i>Tachigali guianensis</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	x	x	-58,481	-45,382
			Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	x	-60,475	-49,247
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	x	-62,400	-53,044
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-64,401	-56,917
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-58,080	-50,595
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-60,080	-54,467
<i>Voucapoua americana</i>	1	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	-	-	x	x	-11,488	-7,322
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	x	-13,489	-10,156
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-14,042	-11,542
<i>Inga stipularis</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	-	-11,340	-3,857
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-13,339	-7,353
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-15,340	-10,850
<i>Swartzia panacoco</i>	2	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	x	x	-	-	-15,775	-7,457
			Log(E/ρ)	-	-	-	x	-	-	-17,775	-11,121
			Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-19,776	-14,785
<i>Enterolobium schomburgkii</i>	1	tanδ	Log(E/ρ)	-	-	-	-	-	-	-	-

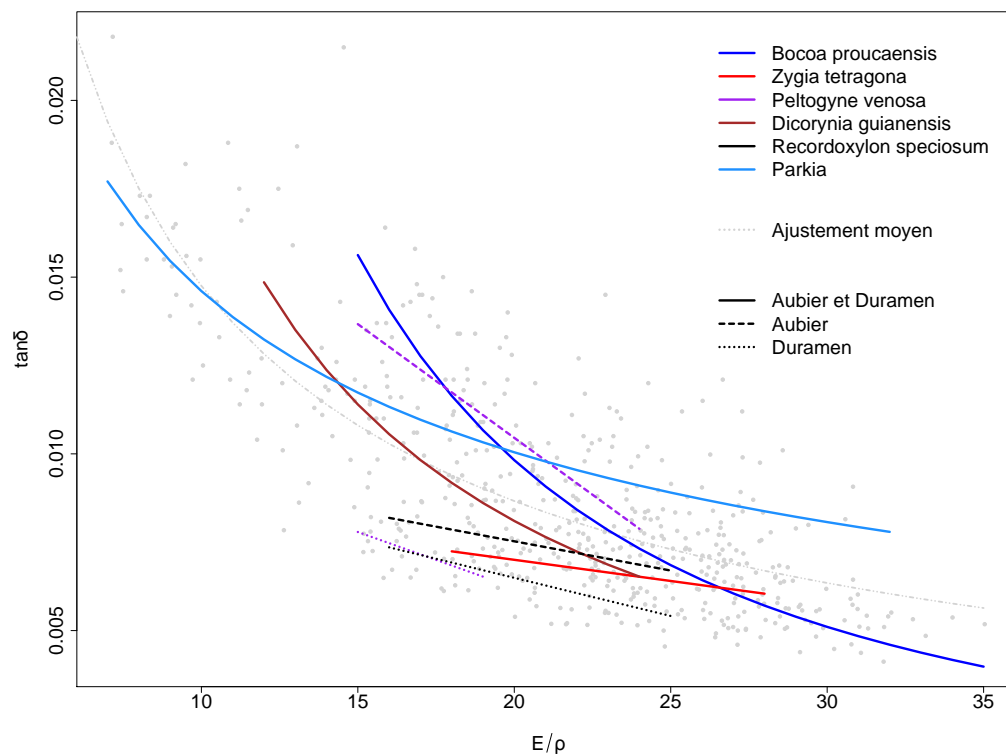
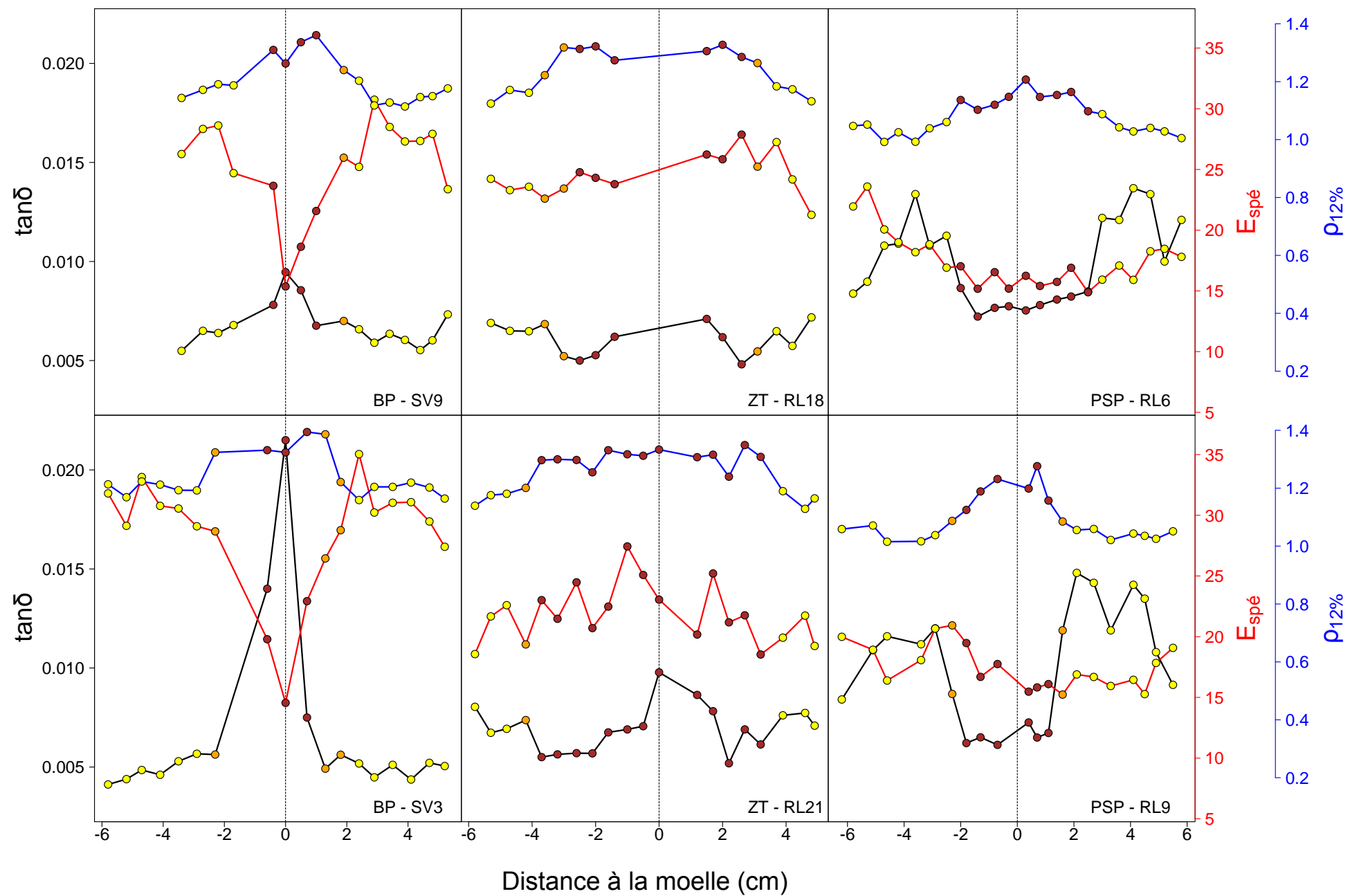


Illustration de la relation $\tan \delta - E/\rho$ chez quelques taxons prenant en compte les résultats des modèles linéaires mixtes.

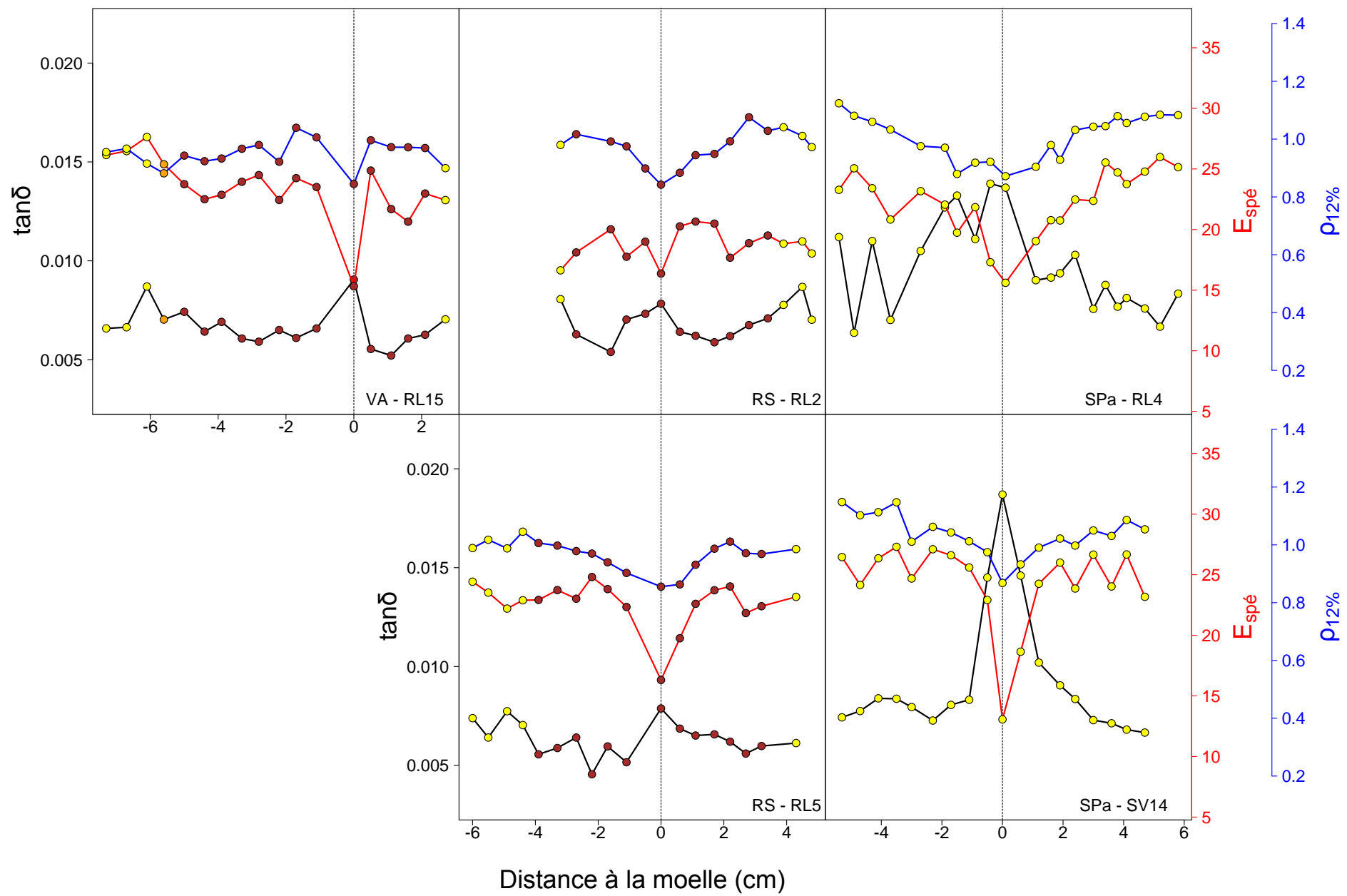
Les lignes continues incluent tous les types de bois. Lorsqu'un effet du type de bois est significatif, la relation pour le duramen est signifiée par des pointillés, celle de l'aubier par des lignes en tirets. L'ajustement moyen du jeu de données est également représenté par une ligne en tiret gris.

- X. Annexe 10 : Les profils radiaux d'amortissement ($\tan\delta$) (noir), de module d'élasticité (rouge) spécifique et de densité à 12 % (bleu) des Légumineuses échantillonnées.

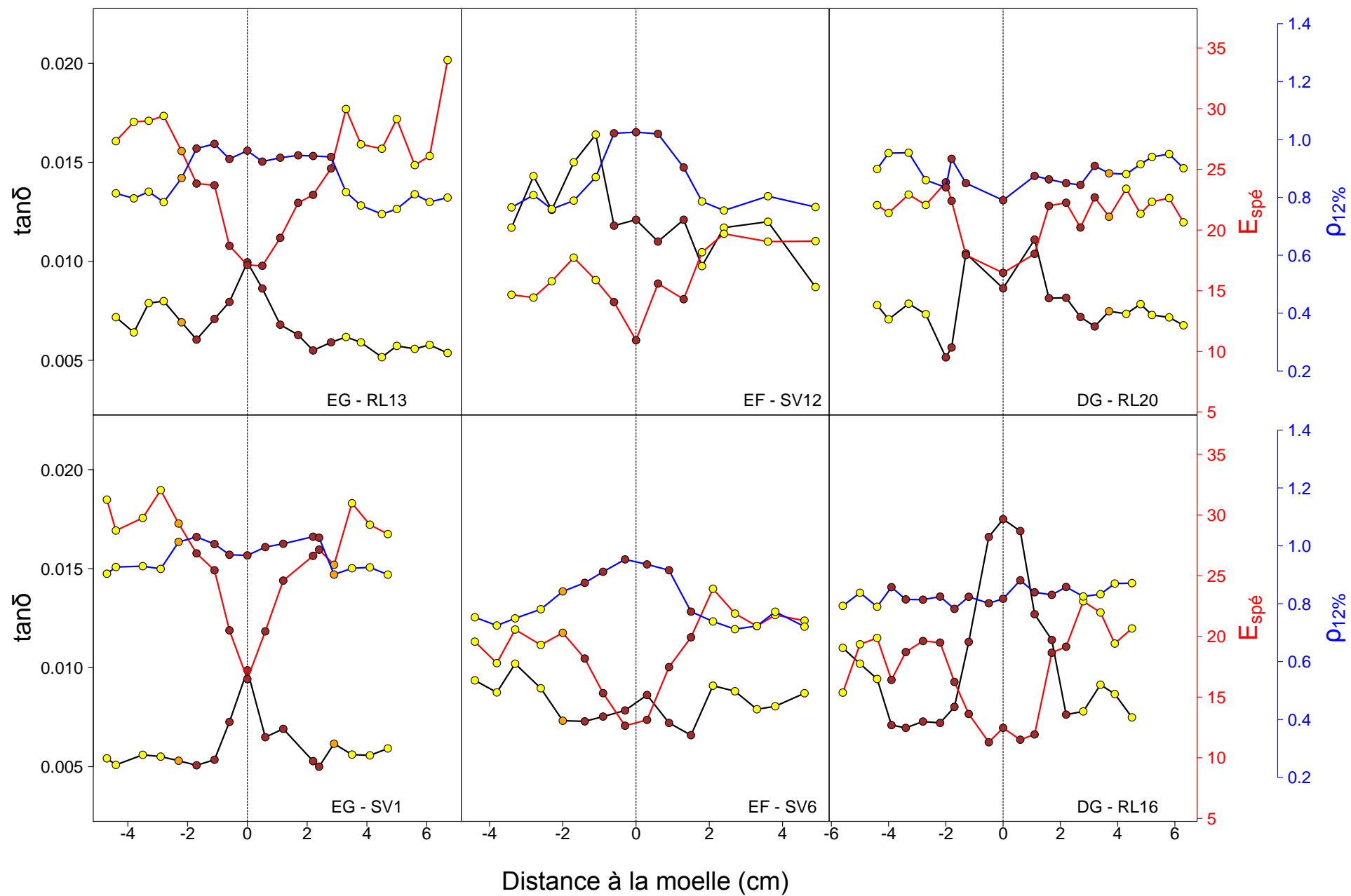
Le nom des espèces est mentionné sur chaque page.



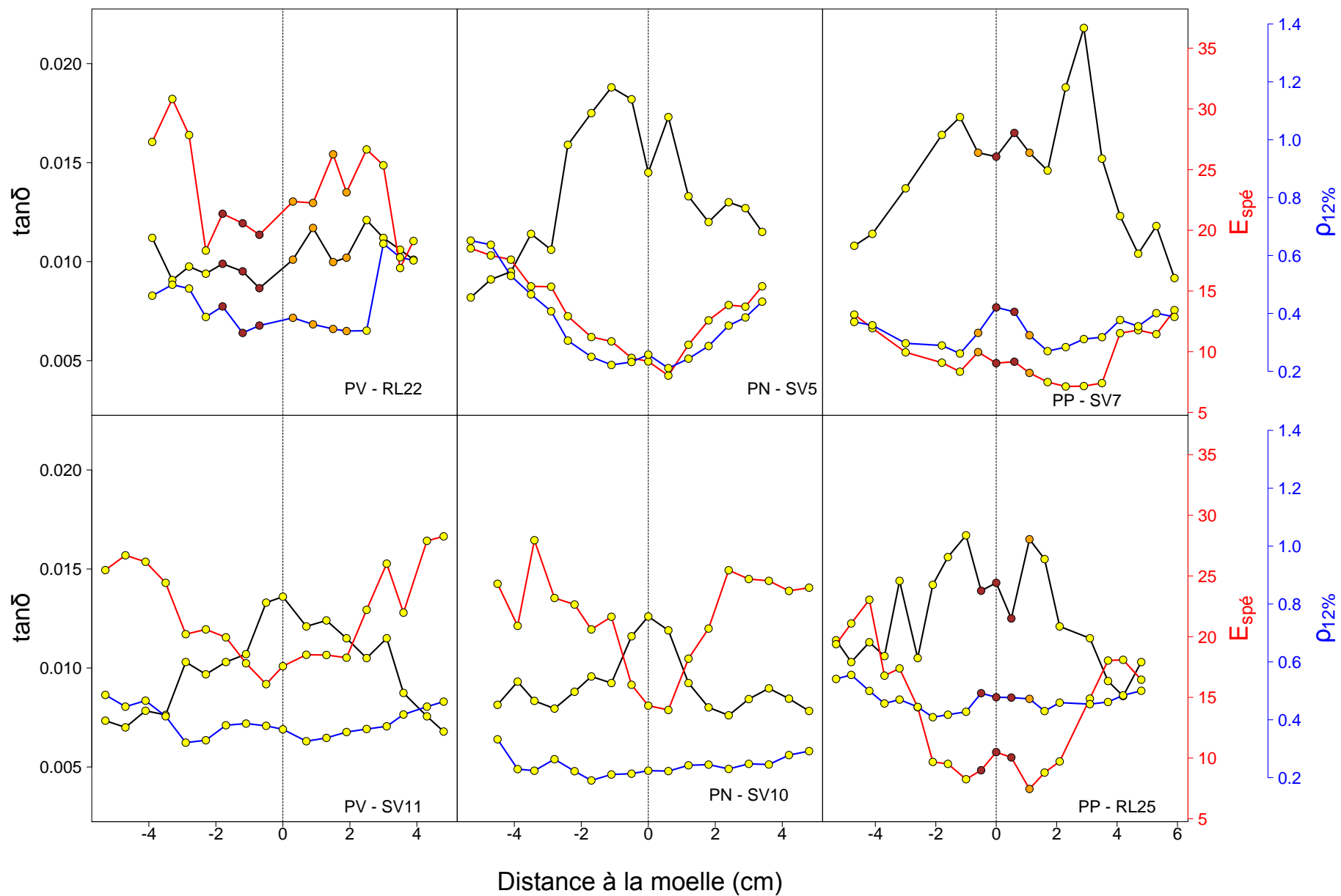
BP, *Bocoa prouacensis*



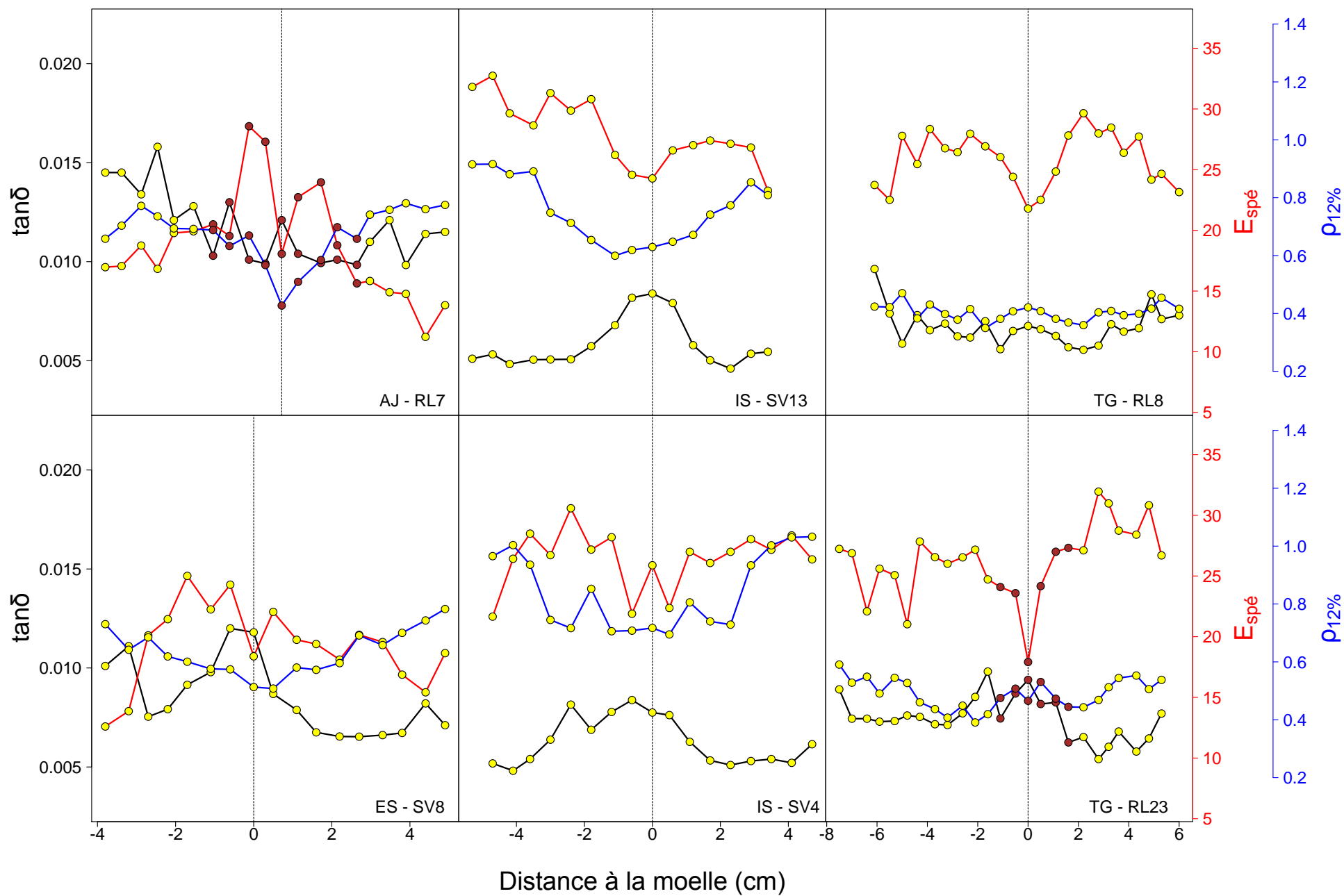
SPa, *Swartzia panacoco*



EG, *Eperua grandiflora*



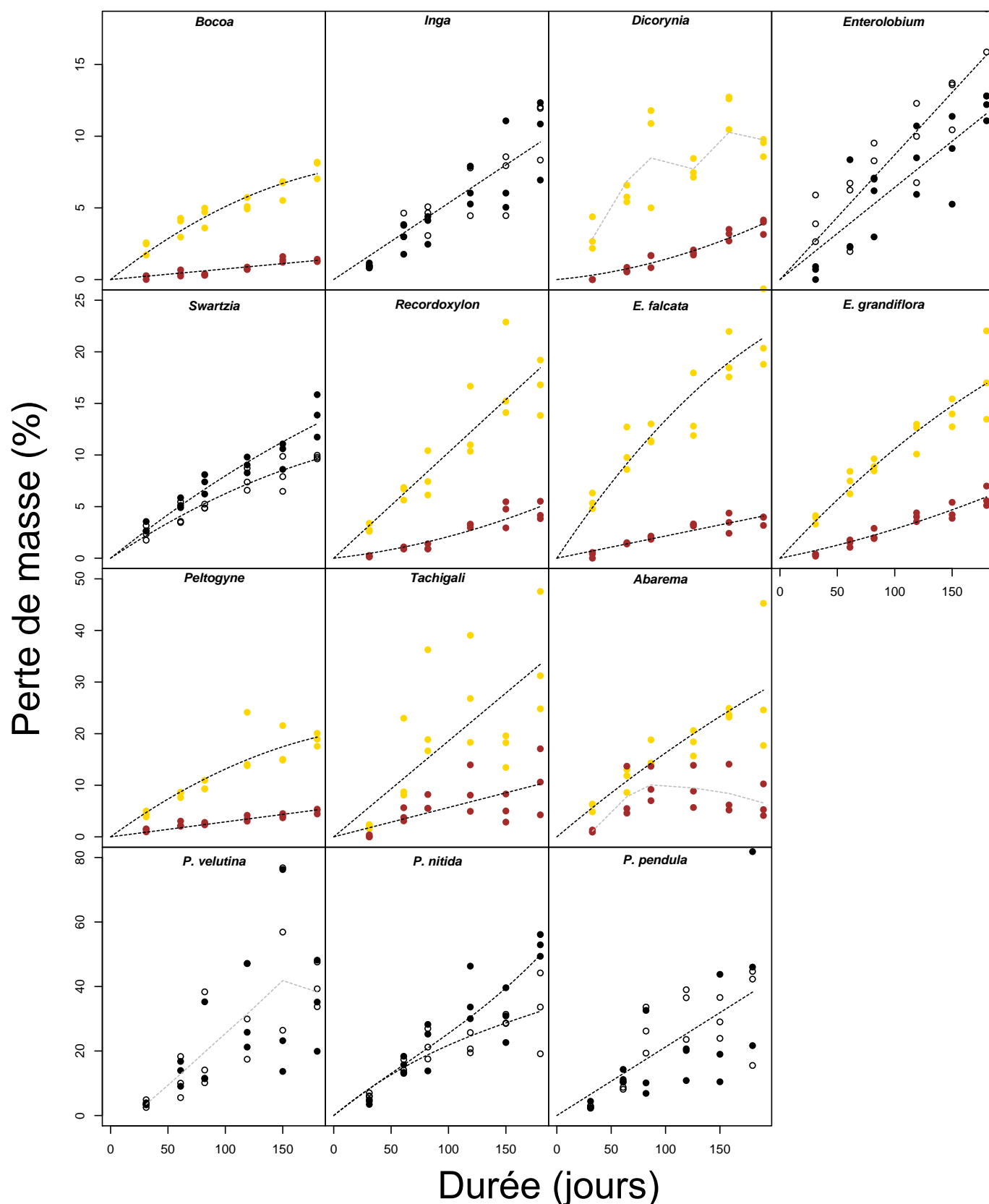
PV, *Parkia velutina* . PN, *Parkia nitida* . PP, *Parkia pendula*.



AJ, *Abarema jupumba* . ES, *Enterolobium schomburgkii*. IS, *Inga stipularis* . TG, *Tachigali guianensis*.

XI. Annexe II : Cinétique de la dégradation du bois en fonction de l'espèce et du type de bois :

La figure suivante présente la dégradation naturelle des bois testés tout au long de la durée d'expérimentation. Des modèles linéaires simples ou polynomiaux du second ordre ont été ajustés sur l'aubier et le duramen séparément lorsque les deux types de bois présentent une cinétique de dégradation bien distincte. Lorsque les deux types de bois présentent une cinétique commune, un seul modèle appliqué au deux types de bois a été ajusté. Les essences à duramen coloré présentent toujours deux cinétiques de dégradation bien différentes, avec un duramen se dégradant plus lentement que l'aubier et aboutissant à une perte de masse plus faible à l'issue de l'expérimentation. Chez les essences à duramen non coloré, on distingue plusieurs cas de figure : (1) des essences pour lesquelles la dégradation de l'aubier et du duramen sont similaires (*Inga*, *Parkia velutina*, *P. pendula*), (2) d'autres pour lesquelles l'aubier est plus vite dégradé que le duramen (*Enterolobium*), et pour finir (3) des essences pour lesquelles le duramen est plus vite dégradé que l'aubier (*Swarztia*, *P. nitida*). La dégradation du duramen des espèces à duramen coloré a été ajustée suivant un modèle polynomial du second ordre (*Recordoxylon*, *Dicorynia*, *E. falcata*), ou un modèle linéaire simple (*Bocoa*, *E. falcata*, *Peltogyne*, *Tachigali*). Néanmoins même si un ajustement polynomial est plus adapté qu'un modèle simple, les résultats graphiques sont très similaires et suggèrent une dégradation constante tout au long de la durée d'expérimentation. Dans le cas de la dégradation de l'aubier des essences à duramen coloré, les deux types de modèles cités précédemment ont été sélectionnés. Mais cette fois-ci le modèle polynomial utilise un coefficient de second ordre négatif, suggérant que la dégradation du bois est plus rapide dans les premiers temps de l'expérimentation alors qu'elle ralentie plus tard (*Bocoa*, *Eperua*, *Peltogyne*, *Abarema*). Cette cinétique est également observée dans le duramen et l'aubier de *Swartzia*. Elle paraît être constante tout au long de la durée d'expérimentation chez *Recordoxylon* et *Tachigali*. Chez *Parkia velutina*, *P. pendula*, *Enterolobium*, *Inga*, la dégradation est linéaire.



Cinétique de dégradation des essences testées.

Les ajustements résultent de modèle linéaire, polynomial du second ordre ou de régression locales (gris). Les points jaune et marron représentent respectivement l'aubier et le duramen des essences à duramen coloré. Les points blancs et noirs représentent respectivement l'aubier et le duramen des essences à duramen clair ou pas encore duraminisé.

XII. Annexe 12 : Expérience d'étêtage de 4 Angéliques

Introduction :

Au cours de cette thèse, une expérimentation originale a consisté en l'étêtage de 4 Angéliques (*Dicorynia guianensis*). Cette expérimentation a eu pour but l'observation de la réaction de l'aubier et du duramen en réponse à un fort traumatisme (i.e. étêtage). La motivation de cette expérimentation est venue de l'hypothèse de (Bamber, 1976; Bamber & Fukazawa, 1985), qui stipule que la progression du duramen est un processus actif limitant la quantité d'aubier à un niveau physiologique optimal diminuant par conséquent les couts d'entretien de l'aubier. Nous sommes partis de l'hypothèse qu'un fort traumatisme entrainerait inévitablement un arrêt de la photosynthèse et de la production d'assimilat et nécessiterait la remobilisation de sucre lors de la régénération de la couronne (Kile *et al.*, 1981). Dès lors, les sucres présents devraient être remobilisés vers la partie haute du tronc, ou alors être consommés pour la synthèse d'extractibles permettant la formation du duramen et par conséquent la limitation de l'aubier dans un contexte de stress physiologique extrême.

Méthode :

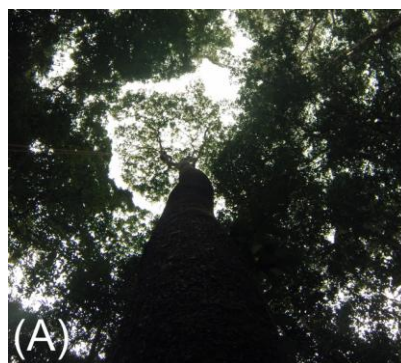
4 arbres sans signes de traumatismes apparents ont été sélectionnés dans la même zone que les arbres abattus dans le chapitre II (voir Table ci-dessous). En avril 2013, des grimpeurs-élagueurs professionnels ont complètement décrit la structure des arbres et les ont étêtés à 75% de la hauteur du tronc. Au préalable, l'épaisseur d'aubier a été mesurée par deux carottages diamétralement opposés à hauteur de poitrine.

Deux ans plus tard (Mai-Juin 2015), le tronc de deux de ces arbres (XP1 et XP3) a été abattu.

Caractéristiques des individus échantillonnés.

DBH/DUF, ratio DBH et diamètre sous-fourche ; SWt, épaisseur d'aubier ; HWd, diamètre de duramen ; H/D, ratio hauteur-diamètre ; H, hauteur ; Ht, hauteur du tronc ; Hc, hauteur de la couronne ; VolC, VolT, volumes des tiges de la couronne et du tronc ; nARB, nLRB et nDRB, nombre de branches réitérées totales, vivantes et mortes ; pDRB, proportions de branches mortes.

Ind	DBH	DUF	DBH/DUF	SWt	HWd	H/D	H	Ht	Hc	VolC	VolT	nARB	nLRB	nDRB	pDRB
XP1	53,5	40,1	1,3	9,0	33,7	61,5	33,0	21,0	12,0	1,38	3,74	21,6	17,6	4,0	18,6
XP2	39,0	27,4	1,4	6,4	24,9	66,4	26,0	17,5	8,5	0,51	1,58	9,6	8,6	1,0	10,4
XP3	55,0	38,2	1,4	9,5	33,5	58,3	32,0	20,0	12,0	1,18	3,53	21,3	21,3	0,0	0,0
XP4	52,5	NA	NA	9,9	30,7	70,4	37,0	NA	NA	NA	NA	NA	NA		NA



Etêtage de l'Angélique XP2.

Observations :

Observation des carottes de bois prélevées avant étêtage :

Les carottes de bois prélevées sur XP1 et XP3 présentait une distinction très nette entre un aubier clair et de couleur homogène et un duramen de couleur foncé. Pour XP1, l'épaisseur moyenne d'aubier était de 8.9 cm et pour XP3 de 9.5 cm.

Morphologie des arbres après étêtage :

Deux ans après l'étêtage, les 4 arbres étaient toujours en vie et avaient commencé à régénérer leurs couronnes par la mise en place de rejets tardifs. Ces rejets étaient concentrés dans la partie haute du tronc, néanmoins d'autres étaient présents de manière bien plus diffuses sur les parties plus basses de l'arbre.

Observation des rondelles de bois prélevées :

Aspect de la section de bois au moment de la coupe. Après l'abattage complet du tronc des arbres 2 ans après étêtage, nous avons observé que l'aubier des arbres avait changé d'aspect. En ce qui concerne XP1, nous avons observé, sur la rondelle de la base de l'arbre, la présence de « tâches » plus foncées dans la zone périphérique de l'aubier (Figure A). En revanche, sur les rondelles situées sur des zones plus hautes du tronc, les tâches étaient moins visibles. Quelle que soit la hauteur, une limite nette et continue entre un aubier clair et un aubier coloré était observable (Figure B et E). Cet aubier coloré présentait une épaisseur de 6 à 7 cm suivant la position sur la section de bois, alors que l'aubier clair occupait le restant de l'épaisseur totale d'aubier (1 à 2 cm).

Dans le cas de l'arbre XP3, nous n'avons pas observé de tâches semblables, mais à nouveau une délimitation très marquée entre un aubier clair proche de l'écorce et un aubier très coloré en profondeur. Chez cet individu, l'aubier coloré et l'aubier présentaient la même épaisseur que pour XP1.

Disposition particulière de la moisissure. Après récolte, nous avons également déposé les rondelles prélevées dans l'atelier du laboratoire sans autres précautions. 2 à 3 semaines plus tard, nous avons observé le développement de moisissures dans la zone la plus périphérique de l'aubier uniquement, c'est-à-dire au niveau de l'aubier clair, tandis que la partie interne de l'aubier, qui correspond à l'aubier foncé, en était totalement dépourvue (Figure C et D).

Discussion :

Cette expérience montre une réaction forte de l'arbre suite à l'étêtage. Premièrement, nous avons observé la coloration très prononcée de l'aubier en profondeur suggérant que ce dernier s'est chargé en extractibles suite au stress engendré par l'étêtage. Rien ne peut nous permettre de juger sur la nature de ces extraits et certaines questions restent sans réponse :

-Est-ce que la coloration est due à des extractibles précurseurs de ceux du duramen ?

-Est-ce que ces extraits sont différents de ceux du duramen et par conséquent seraient uniquement produits à la suite d'un stress ?

Des analyses chimiques et des tests de durabilité naturelle sont en cours afin de caractériser la nature chimique et l'efficacité des composés présents dans l'aubier coloré.

Néanmoins, l'observation de divers événements permettent de proposer des hypothèses très variées et de dresser diverses questions. La présence/absence de moisissures peut permettre de renseigner sur la présence/absence de sucres. La présence de l'aubier coloré semble s'accompagner de la consommation des sucres. Ces derniers n'ont pas totalement disparus mais sont concentrés en périphérie

de la section comme l'atteste la présence de moisissure uniquement dans cette zone. A nouveau certaines questions restent sans réponse :

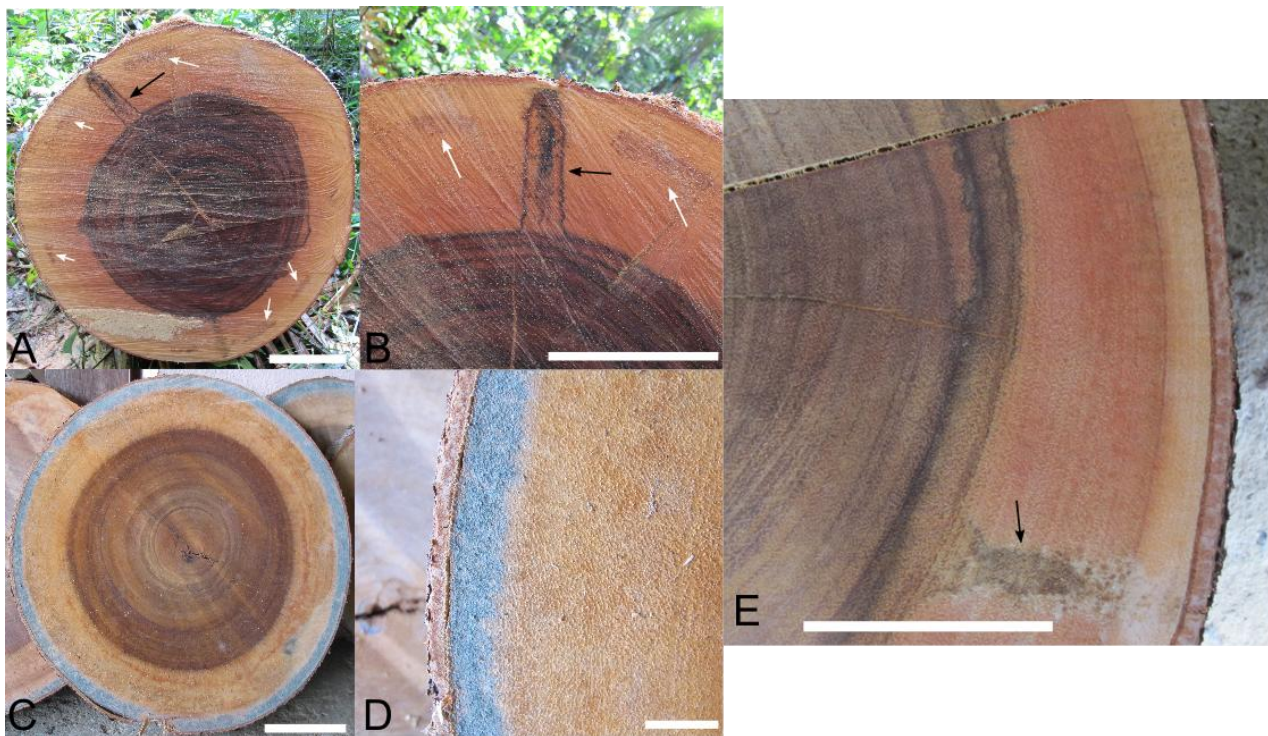
-Est-ce que les sucres ont servi à la synthèse des extractibles de l'aubier coloré ?

- Ou ont-ils été en partie acheminé vers le haut du tronc et ont participé à la régénération de la couronne également ?

Les arbres ont réagi activement au stress engendré par l'étêtage par la création de composés secondaires et les sucres de l'aubier on sans doutes été partiellement consommés. Ces deux considérations valident dans un sens l'hypothèse de Bamber (1976) et l'implication de la duraminisation dans la gestion de l'aubier alloué au stockage. Néanmoins, rien n'assure que l'aubier coloré se transformera plus tard en duramen vrai. A ce jour, deux arbres étêtés sont encore sur pied et seront abattus plus tard. La réactivité de l'aubier de l'Angélique est en mettre en lien avec sa forte teneur en extrait (Chapitre II). Cette forte teneur en extrait de l'aubier pousse à classer l'Angélique dans les essences à duraminisation de type-Juglans chez lesquelles l'accumulation de précurseurs des métabolites du duramen commence dans l'aubier.



Les arbres XP1 et XP3 deux ans après l'étêtage. La flèche indique les branches nouvellement formées depuis l'étêtage.



(A et B) Section de l'arbre XP1 juste après abattage. La flèche noire indique la marque laissée par le carottage, les flèches blanches indiquent les taches sombres dans l'aubier. (C et D) Rondelle de bois de l'arbre XP1 après séchage de deux semaines à l'air, le dépôt de moisissures a eu lieu en périphérie de l'aubier. (E) Section de l'arbre XP2 montrant une claire démarcation entre l'aubier coloré et l'aubier clair, la flèche indique la position du carottage.
Barre d'échelle : A, B, C, E : 10 cm. D : 2cm.

Bibliographie

- ADAMOPOULOS, S. 2002.** Influence of hot-water extractives on radial and tangential shrinkage of black locust wood (*Robinia pseudoacacia* L.). *Holz als Roh- und Werkstoff* 60: 377-378.
- AFNOR. 2001.** Détermination de l'efficacité vis-à-vis des micro-organismes de pourriture molle et d'autres micro-organismes du sol. In AFNOR [ed.], p 43. AFNOR, Saint-Denis La Plaine, France.
- AMUSANT, N., NIGG, M., THIBAUT, B., & BEAUCHENE, J. 2014.** Diversity of decay resistance strategies of durable tropical woods species: *Bocoa prouacensis* Aublet, *Vouacapoua americana* Aublet, *Inga alba* (Sw.) Wild. *International Biodeterioration & Biodegradation* 94: 103-108.
- AMUSANT, N., BEAUCHENE, J., FOURNIER, M., JANIN, G., & THEVENON, M.-F. 2004.** Decay resistance in *Dicorynia guianensis* Amsh.: analysis of inter-tree and intra-tree variability and relations with wood colour. *Annals of forest science* 61: 373-380.
- BAKER, T.R., PHILLIPS, O.L., MALHI, Y., ALMEIDA, S., ARROYO, L., DI FIORE, A., ERWIN, T., et al. 2004.** Variation in wood density determines spatial patterns in Amazonian forest biomass. *Global Change Biology* 10: 545-562.
- BAMBER, R.K. 1976.** Heartwood, its function and formation. *Wood Science and Technology* 10: 1-8.
- BAMBER, R.K. & HUMPHREYS, F.R. 1965.** Variations in sapwood starch levels in some australian forest species. *Australian Forestry* 29: 15-23.
- BAMBER, R.K. & FUKAZAWA, K. 1985.** Sapwood and heartwood: a review. *Forestry abstracts* 46: 567-580.
- BARALOTO, C., HARDY, O.J., PAINE, C.E.T., DEXTER, K.G., CRUAUD, C., DUNNING, L.T., GONZALEZ, M.-A., et al. 2012.** Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities. *Journal of Ecology* 100: 690-701.
- BERTHIER, S., KOKUTSE, A.D., STOKES, A., & FOURCAUD, T. 2001.** Irregular Heartwood Formation in Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait):Consequences for Biomechanical and Hydraulic Tree Functioning. *Ann Bot* 87: 19-25.
- BONJOUR, I. 1996.** Variabilité de la qualité des bois d'une essence guyanaise : l'Angélique *Dicorynia guianensis* Amsh. Thèse de doctorat ENGREF.
- _____. **2015.** La Filière Forêt et Bois en Guyane : Etat des lieux à fin 2014 et perspectives, Module Forêt Tropicale Humide, Kourou.
- BOSSU, J. 2015.** Variations des propriétés du bois chez deux essences 'paradoxaes de Guyane Française. Thèse de Doctorat, Université de Guyane, Kourou, Guyane Française.
- BREMAUD, I. 2006.** Diversité des bois utilisés ou utilisables en facture d'instruments de musique. Étude expérimentale des propriétés vibratoires en direction axiale de types de bois contrastés en majorité tropicaux. Relations à des déterminants de microstructure et de composition chimique secondaire, Université Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc.
- BREMAUD, I. 2008.** Caractérisation mécanique des bois et facture : origines et recensement de la variabilité. Journée d'étude "Le bois : instrument du patrimoine musical", Cité de la Musique, Paris.
- BRUNAU, O., DEMENOIS, J., LECOEUR, N., & GUITET, S. 2009.** Directive Regionale d'Aménagement Nord Guyane. Office National des Forêts, Cayenne, French Guiana.
- BUSGEN, M. & MUNCH, E. 1929.** The Structure and Life of Forest Trees. Chapman & Hall.
- CARBONE, M.S., CZIMCZIK, C.I., KEENAN, T.F., MURAKAMI, P.F., PEDERSON, N., SCHABERG, P.G., XU, X., et al. 2013.** Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees. *New Phytologist* 200: 1145-1155.
- CHAFE, S.C. 1986.** Collapse, volumetric shrinkage, specific gravity and extractives in Eucalyptus and other species. Part 1: The shrinkage/specific gravity ratio. *Wood Science and Technology* 20: 293-307.
- CHATTAWAY, M. 1949.** The Development of Tyloses and Secretion of Gum in-Heartwood Formation. *Australian Journal of Biological Sciences* 2: 227-240.
- CHATTAWAY, M. 1952.** The Heartwood-Sapwood transition. *Australian Forestry* 16: 25-34.
- CHAVE, J., COOMES, D., JANSEN, S., LEWIS, S.L., SWENSON, N.G., & ZANNE, A.E. 2009.** Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- CHAVE, J., ANDALO, C., BROWN, S., CAIRNS, M.A., CHAMBERS, J.Q., EAMUS, D., FÖLSTER, H., et al. 2005.** Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia* 145: 87-99.

- CHAVE, J., RÉJOU-MÉCHAIN, M., BÚRQUEZ, A., CHIDUMAYO, E., COLGAN, M.S., DELITTI, W.B.C., DUQUE, A., et al. 2014. Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology* 20: 3177–3190.
- CHAVE, J.M., MULLER-LANDAU, H.C., BAKER, T.R., EASDALE, T.A., STEEGE, H.T., & WEBB, C.O. 2006. Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications* 16: 2356–2367.
- CIRAD. 2011. Tropix 7, Caractéristiques technologiques de 245 essences tropicales et tempérées, v.7.2.0. Available from: <http://ur-bois-tropicaux.cirad.fr/>.
- CLARK, J.S., BELL, D.M., HERSH, M.H., KWIT, M.C., MORAN, E., SALK, C., STINE, A., et al. 2011. Individual-scale variation, species-scale differences: inference needed to understand diversity. *Ecology Letters* 14: 1273–1287.
- CORDERO, R.A. 1999. Ecophysiology of *Cecropia schreberiana* saplings in two wind regimes in an elfin cloud forest: growth, gas exchange, architecture and stem biomechanics. *Tree Physiol* 19: 153–163.
- CTFT. 1990. *Bois des DOM-TOM. Tome 1, Guyane*. 231 p. Centre Technique Forestier Tropical.
- DE CASTRO, F., WILLIAMSON, G.B., & MORAES DE JESUS, R. 1993. Radial variation in the wood specific gravity of *Joannesia princeps*: the roles of age and diameter 25.
- DÉJARDIN, A., LAURANS, F., ARNAUD, D., BRETON, C., PILATE, G., & LEPLÉ, J.-C. 2010. Wood formation in Angiosperms. *Comptes Rendus Biologies* 333: 325–334.
- DEON, G. 1980. A propos de la durabilité naturelle de l'Angélique (*Dicorynia guianensis* Amsh) - Note technique 13. Centre Technique Forestier Tropical.
- DETENNE, P. & BARBIER, C. 1988. Rythmes de croissance de quelques essences de Guyane Française. *Revue Bois et Forêts des Tropiques* 217: 63–76.
- DETENNE, P. & PAQUIS. 1989. Tentative de délimitation du bois juvénile dans trois *Eucalyptus* hybrides du Congo. Document interne C.T.F.T. Laboratoire d'anatomie des bois. Disponible au CIRADForêt/Montpellier. In.
- DETENNE, P., JACQUET, P., & MARIAUX, A. 1982. *Manuel d'identification des bois tropicaux: Guyane française*. Centre Technique Forestier Tropical.
- DONALDSON, L. 2008. Microfibril Angle: Measurement, Variation and Relationships – A Review. *IAWA Journal* 29: 345–386.
- FAUSET, S., JOHNSON, M.O., GLOOR, M., BAKER, T.R., MONTEAGUDO M, A., BRIENEN, R.J.W., FELDPUSCH, T.R., et al. 2015. Hyperdominance in Amazonian forest carbon cycling. *Nat Commun* 6.
- FAVRICHON, V. 1994. Classification des espèces arborées en groupes fonctionnels en vue de la réalisation d'un modèle de dynamique de peuplement en forêt guyanaise. *Revue d'écologie* 49: 379–403.
- FORGET, P.M. 1988. Dissemation et régénération naturelle de huit espèces d'arbres en forêt Guyanaise. PhD Thesis, Paris 6 Paris.
- FOURNIER, M., AMUSANT, N., BEAUCHENE, J., & MOURAS, S. 2003. Qualité des bois de Guyane. *Revue Forestière Française* 55: 340–351.
- FOURNIER, M., DLOUHA, J., JAOUEN, G., & ALMERAS, T. 2013. Integrative biomechanics for tree ecology: beyond wood density and strength. *Journal of Experimental Botany*.
- GOURLET-FLEURY, S., GUEHL, J.M., & LAROUSSINIE, O. 2004. Ecology & management of a neotropical rainforest. Lessons drawn from Paracou, a long-term experimental research site in French Guiana. Elsevier, Paris.
- GRIFFON, S. & DE COLIGNY, F. 2014. AMAPstudio: An editing and simulation software suite for plants architecture modelling. *Ecological Modelling* 290: 3–10.
- GUINOCHET, M. 1965. *Notions fondamentales de botanique générale*. 446 p. Masson.
- GUITET, S., BRUNAUC, O., & TRAISSAC, S. 2014. Sylviculture pour la production de bois d'oeuvre des forêts du Nord de la Guyane « Etat des connaissances et recommandations ». Département Recherche et Développement - Pôle Guyane ONF, Guyane Française.
- HELINSKA-RACZKOWSKA, L. 1994. Variation of vessel lumen diameter in radial direction as an indication of the juvenile wood growth in oak (*Quercus petraea* Liebl). *Ann. For. Sci.* 51: 283–290.
- HÉRAULT, B., BEAUCHÊNE, J., MULLER, F., WAGNER, F., BARALOTO, C., BLANC, L., & MARTIN, J.-M. 2010. Modeling decay rates of dead wood in a neotropical forest. *Oecologia* 164: 243–251.
- HÉRAULT, B., BACHELOT, B., POORTER, L., ROSSI, V., BONGERS, F., CHAVE, J., PAINE, C.E.T., et al. 2011. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology* 99: 1431–1440.

- HERNÁNDEZ, R.E. 2007.** Effects of extraneous substances, wood density and interlocked grain on fiber saturation point of hardwoods. *Wood Material Science & Engineering* 2: 45-53.
- HIEZ, P., VALENCIA, R., & JOSEPH WRIGHT, S. 2013.** Strong radial variation in wood density follows a uniform pattern in two neotropical rain forests. *Functional Ecology* 27: 684-692.
- HILLIS, W.E. 1971.** Distribution, properties and formation of some wood extractives. *Wood Science and Technology* 5: 272-289.
- . **1977.** Secondary Changes in Wood. In F. Loewus AND V. C. Runeckles [eds.], *The Structure, Biosynthesis, and Degradation of Wood*, vol. 11, Recent Advances in Phytochemistry, 247-309. Springer US.
- HILLIS, W.E., HUMPHREYS, F.R., BAMBER, R.K., & CARLE, A. 1962.** Factors Influencing the Formation of Phloem and Heartwood Polyphenols Part II. The Availability of Stored and Translocated Carbohydrate., *Holzforschung*, 114-121.
- IAWA. 1964.** *Multilingual glossary of terms used in wood anatomy*. 186 pp. Verlagsanstalt Buchdruckerei Konkordia, Winterthur, Switzerland.
- JOMBART, T., PAVOINE, S., DEVILLARD, S., & PONTIER, D. 2010.** Putting phylogeny into the analysis of biological traits: A methodological approach. *Journal of Theoretical Biology* 264: 693-701.
- KAMPE, A. & MAGEL, E. 2013.** New Insights into Heartwood and Heartwood Formation. In J. Fromm [ed.], *Cellular Aspects of Wood Formation*, vol. 20, Plant Cell Monographs, 71-95. Springer Berlin Heidelberg.
- KELLEY, S., RIALS, T., SNELL, R., GROOM, L., & SLUITER, A. 2004.** Use of near infrared spectroscopy to measure the chemical and mechanical properties of solid wood. *Wood Science and Technology* 38: 257-276.
- KILE, G., TUMBULL, C., & PODGER, F. 1981.** Effect of 'Regrowth Dieback' on some properties of *Eucalyptus obliqua* trees. *Australian Journal for Research* 11: 55-62.
- KOEPPEN, R.C. 1967.** Revision of dicorynia (Cassieae, Caesalpiniaceae) *Brittonia* 19: 42-61.
- KOLLMANN, F.F.P. & CÔTÉ, W.A. 1984.** *Principles of Wood Science and Technology: Solid wood*. 592 p. Springer.
- KRYLA, J.M. 1980.** Characteristics of carbonized wood affected by extraction. *Wood Science and Technology* 13: 18-25.
- LACHENBRUCH, B. & MCCULLOH, K.A. 2014.** Traits, properties, and performance: how woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*: n/a-n/a.
- LACHENBRUCH, B., MOORE, J., & EVANS, R. 2011.** Radial Variation in Wood Structure and Function in Woody Plants, and Hypotheses for Its Occurrence. In F. C. Meinzer, B. Lachenbruch, AND T. E. Dawson [eds.], *Size- and Age-Related Changes in Tree Structure and Function*, vol. 4, Tree Physiology, 121-164. Springer Netherlands.
- LATOUCHE-HALLE, C. 2004.** Flux de gènes et structure génétique de *Dicorynia guianensis* en forêt tropicale humide Thèse de doctorat, Université Paris Sud, Paris, France.
- LAURANCE, W.F. & CURRAN, T.J. 2008.** Impacts of wind disturbance on fragmented tropical forests: A review and synthesis. *Austral Ecology* 33: 399-408.
- LEAL, S., SOUSA, V., & PEREIRA, H. 2007.** Radial variation of vessel size and distribution in cork oak wood (*Quercus suber* L.). *Wood Science and Technology* 41: 339-350.
- LEHNEBACH, R. 2012.** Evolution et diversité des traits morpho-anatomiques chez les lianes tropicales. Thèse de Master, Université de Montpellier, Montpellier, France.
- MAGEL, E. 2000.** Biochemistry and physiology of heartwood formation. In R. Savidge, J. Bamett, AND R. Napier [eds.], *Cell and molecular biology of wood formation*. BIOS Scientific Publishers, Oxford.
- MARKESTEIJN, L., POORTER, L., PAZ, H., SACK, L., & BONGERS, F. 2011.** Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment* 34: 137-148.
- MARTÍNEZ-CABRERA, H.I., ESTRADA-RUIZ, E., CASTAÑEDA-POSADAS, C., & WOODCOCK, D. 2012.** Wood specific gravity estimation based on wood anatomical traits: Inference of key ecological characteristics in fossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology* 187: 1-10.
- MCLEAN, J.P., ZHANG, T., BARDET, S., BEAUCHÊNE, J., THIBAUT, A., CLAIR, B., & THIBAUT, B. 2011.** The decreasing radial wood stiffness pattern of some tropical trees growing in the primary forest is reversed and increases when they are grown in a plantation. *Annals of forest science* 68: 681-688.
- MEYER-BERTHAUD, B. 2000.** The first trees. The Archaeopteris model. *J Soc Biol* 194: 65-70.
- MEYER-BERTHAUD, B., SCHECKLER, S.E., & WENDT, J. 1999.** Archaeopteris is the earliest known modern tree. *Nature* 398: 700-701.

- MEYER-BERTHAUD, B., SORIA, A., & DECOMBEIX, A.-L. 2010.** The land plant cover in the Devonian: a reassessment of the evolution of the tree habit. *Geological Society, London, Special Publications* 339: 59-70.
- MOLINO, J.F. & SABATIER, D. 2001.** Tree diversity in tropical rain forests: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294: 1702-1704.
- MOREL, H. & LEHNEBACH, R. En préparation.** Longitudinal/radial variation in wood specific gravity during the development of *Parkia velutina* Benoist, an emergent tree of Neotropical rainforests. *Annals of forest science*.
- NIAMKE, F.B., AMUSANT, N., CHARPENTIER, J.-P., CHAIX, G., BAISSAC, Y., BOUTAHAR, N., ADIMA, A., et al. 2011.** Relationships between biochemical attributes (non-structural carbohydrates and phenolics) and natural durability against fungi in dry teak wood (*Tectona grandis* L. f.). *Annals of forest science* 68: 201-211.
- NIKLAS, K.J. 1993.** Influence of Tissue Density-specific Mechanical Properties on the Scaling of Plant Height. *Ann Bot* 72: 173-179.
- NIKLAS, K.J. 1997.** Mechanical Properties of Black Locust (*Robinia pseudoacacia* L.) Wood. Size- and Age-dependent Variations in Sap- and Heartwood. *Ann Bot* 79: 265-272.
- NOCK, C.A., GEIHOFFER, D., GRABNER, M., BAKER, P.J., BUNYAVEJCHEWIN, S., & HIETZ, P. 2009.** Wood density and its radial variation in six canopy tree species differing in shade-tolerance in western Thailand. *Ann Bot* 104: 297-306.
- OBATON, M. 1957.** Les lianes ligneuses à structure anormales des forêts denses d'Afrique Occidentale. Dissertation, Faculté des Sciences de l'Université de Paris, Paris, France., Paris, France.
- OLDEMAN, R.A.A. 1974.** *L'Architecture de la forêt guyanaise*. Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.
- OSAZUWA-PETERS, O.L., WRIGHT, S.J., & ZANNE, A.E. 2014.** Radial variation in wood specific gravity of tropical tree species differing in growth–mortality strategies. *American Journal of Botany* 101: 803-811.
- PAROLIN, P. 2002.** Radial gradients in wood specific gravity in trees of central amazonian floodplains. *IAWA Journal* 23: 449-457.
- PINHEIRO, J., BATES, D., DEBROY, S., SARKAR, D., & THE R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2013** nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models, R package version 3.1-111. R package version 3.1-111. Available.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010.** R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- RICHARDSON, A.D., CARBONE, M.S., KEENAN, T.F., CZIMCZIK, C.I., HOLLINGER, D.Y., MURAKAMI, P., SCHABERG, P.G., et al. 2013.** Seasonal dynamics and age of stemwood nonstructural carbohydrates in temperate forest trees. *New Phytologist* 197: 850-861.
- RICHARDSON, A.D., CARBONE, M.S., HUGGETT, B.A., FURZE, M.E., CZIMCZIK, C.I., WALKER, J.C., XU, X., et al. 2015.** Distribution and mixing of old and new nonstructural carbon in two temperate trees. *New Phytologist* 206: 590-597.
- ROBITAILLE, H.A. & LEOPOLD, A.C. 1974.** Ethylene and the Regulation of Apple Stem Growth under Stress. *Physiologia Plantarum* 32: 301-304.
- ROWE, N.P. & SPECK, T. 1996.** Biomechanical Characteristics of the Ontogeny and Growth Habit of the Tropical Liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae). *International Journal of Plant Sciences* 157: 406-417.
- RUEDA, R. & WILLIAMSON, G.B. 1992.** Radial and vertical wood specific gravity in *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urb. (Bombacaceae) 24.
- SAITOH, T., OHTANI, J., & FUKAZAWA, K. 1993.** The occurrence and morphology of tyloses and gums in the vessels of Japanese hardwoods. *IAWA Journal* 14: 359-371.
- SARMIENTO, C., PATIÑO, S., PAINE, C.E.T., BEAUCHÊNE, J., THIBAUT, A., & BARALOTO, C. 2011.** Within-individual variation of trunk and branch xylem density in tropical trees. *American Journal of Botany* 98: 140-149.
- SHAIN, L. & HILLIS, W.E. 1973.** Ethylene production in xylem of *Pinus radiata* in relation to heartwood formation. *Canadian Journal of Botany* 51: 1331-1335.
- SILLET, S.C., VAN PELT, R., KOCH, G.W., AMBROSE, A.R., CARROLL, A.L., ANTOINE, M.E., & MIFSUD, B.M. 2010.** Increasing wood production through old age in tall trees. *Forest Ecology and Management* 259: 976-994.
- SPICER, R. 2005.** Senescence in Secondary Xylem: Heartwood Formation as an Active Developmental Program. In N. M. H. A. Zwieniecki [ed.], *Vascular Transport in Plants*, 457-IX. Academic Press, Burlington.
- STAMM, A.J. 1935.** SHRINKING and SWELLING of WOOD. *Industrial & Engineering Chemistry* 27: 401-406.

- STAMM, A.J. 1952. Surface properties of cellulosic materials. In L. E. Wise AND E. Jahn [eds.], Wood chemistry (2nd ed.), p. 691-814. Reinhold, New York.
- STERCK, F.J., MARTÍNEZ-VILALTA, J., MENCUCCINI, M., COCHARD, H., GERRITS, P., ZWEIFEL, R., HERRERO, A., et al. 2012. Understanding trait interactions and their impacts on growth in Scots pine branches across Europe. *Functional Ecology* 26: 541-549.
- STEWART, C.M. 1966. Excretion and Heartwood Formation in Living Trees. *Science* 153: 1068-1074.
- TAYLOR, A., FREITAG, C., CADOT, E., & MORRELL, J. 2008. Potential of near infrared spectroscopy to assess hot-water-soluble extractive content and decay resistance of a tropical hardwood. *Holz als Roh- und Werkstoff* 66: 107-111.
- TAYLOR, A.M., GARTNER, B.L., & MORRELL, J.J. 2002. Heartwood Formation and Natural Durability - A Review. *Wood and Fiber Science* 34: 587-611.
- TAYLOR, F. 1974. Effect of extraction on the volume dimensions and specific gravity of solid wood blocks. *Wood Science* 6: 396-404.
- TELEWSKI, F.W. 1989. Structure and function of flexure wood in *Abies fraseri*. *Tree Physiology* 5: 113-121.
- TER STEEGE, H. & PITMAN, N.C.A. & SABATIER, D. & BARALOTO, C. & SALOMÃO, R.P. & GUEVARA, J.E. & PHILLIPS, O.L., et al. 2013. Hyperdominance in the Amazonian Tree Flora. *Science* 342.
- THIBAUT, B., BAILLERES, H., CHANSON, B., & FOURNIER-DJIMBI. 1997. Plantations d'arbres à croissance rapide et qualité des produits forestiers sous les tropiques. *Bois et Forêts des Tropiques* 252: 49-54.
- VAN GELDER, H.A., POORTER, L., & STERCK, F.J. 2006. Wood mechanics, allometry, and life-history variation in a tropical rain forest tree community. *New Phytologist* 171: 367-378.
- VAN PELT, R. & SILLETT, S.C. 2008. Crown development of coastal *Pseudotsuga menziesii*, including a conceptual model for tall conifers. *Ecological Monographs* 78: 283-311.
- WALKER, J.C.F., BUTTERFIELD, B.G., LANGRISH, T.A.G., HARRIS, J.M., & UPRICHARD, J.M. 1993. Primary Wood Processing. Chapman & Hall, London, England.
- WIEMANN, M. & WILLIAMSON, G. 1988. Extreme Radial Changes in Wood Specific Gravity in Some Tropical Pioneers. *Wood and Fiber Science* 20: 344-349.
- WIEMANN, M.C. & WILLIAMSON, G.B. 1989a. Radial Gradients in the Specific Gravity of Wood in Some Tropical and Temperate Trees. *Forest Science* 35: 197-210.
- WIEMANN, M.C. & WILLIAMSON, G.B. 1989b. *Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees*. Botanical Society of America, Ithaca, NY, ETATS-UNIS.
- WILLIAMS, P. 2014. The RPD statistic: a tutorial note. *NIR news* 25: 22-26.
- WILLIAMSON, G.B. & WIEMANN, M.C. 2010a. Measuring wood specific gravity...Correctly. *American Journal of Botany* 97: 519-524.
- _____. 2010b. Age-Dependent Radial Increases in Wood Specific Gravity of Tropical Pioneers in Costa Rica. *Biotropica* 42: 590-597.
- WILLIAMSON, G.B. & WIEMANN, M. 2011. Age versus size determination of radial variation in wood specific gravity: lessons from eccentrics. *Trees* 25: 585-591.
- WILLIAMSON, G.B., WIEMANN, M.C., & GEAGHAN, J.P. 2012. Radial wood allocation in *Schizolobium parahyba*. *American Journal of Botany* 99: 1010-1019.
- WIMMER, R., DOWNES, G.M., & EVANS, R. 2002. Temporal variation of microfibril angle in *Eucalyptus nitens* grown in different irrigation regimes. *Tree Physiol* 22: 449-457.
- WOODCOCK, D. & SHIER, A. 2002. Wood specific gravity and its radial variations: the many ways to make a tree. *Trees* 16: 437-443.
- YAMAMOTO, H., SASSUS, F., NINOMIYA, M., & GRIL, J. 2001. A model of anisotropic swelling and shrinking process of wood. *Wood Science and Technology* 35: 167-181.
- YANG, K.C. 1990. The ageing process of sapwood ray parenchyma cells in four woody species. PhD, University of British Columbia.
- YIN, J., SONG, K., LU, Y., ZHAO, G., & YIN, Y. 2015. Comparison of changes in micropores and mesopores in the wood cell walls of sapwood and heartwood. *Wood Science and Technology* 49: 987-1001.
- ZIEGLER, H. 1968. Biologische Aspekte der Kernholzbildung. *Holz als Roh- und Werkstoff* 26: 61-68.

Etude de la variabilité ontogénique du profil ligneux chez quelques espèces forestières tropicales de Guyane Française

Le bois est un tissu plurifonctionnel permettant la conduction de la sève brute, le stockage de l'eau et des sucres ainsi que le soutien mécanique de la plante. L'arbre au cours de son développement expérimente différentes contraintes liées à son environnement et à sa taille croissante. En réponse à ces contraintes, les performances fonctionnelles du bois sont ajustées par des variations de valeurs de propriétés, elles-mêmes dépendantes du produit de la xylogénèse. Cependant les extraits chimiques déposés lors du processus de duraminisation, entraîne la modification des propriétés du bois. Les propriétés du duramen sont le fruit de la xylogénèse et de la duraminisation ainsi que de leurs interactions. Ce travail de thèse a donné naissance au terme 'profil ligneux', désignant l'ensemble des variations des propriétés du bois à différentes échelles et dans une dimension ontogénique résultant des deux processus cités précédemment. La diversité de tempéraments vis-à-vis de la lumière (héliophilie à sciaphilie) des essences tropicales suggère une diversité d'expressions du profil ligneux.

La description de ces différentes expressions serait gage d'une meilleure compréhension du tempérament.

Comprendre et caractériser le profil ligneux et la variation de la quantité de bois de cœur dans l'arbre, représentent également un enjeu économique puisque l'industrie du bois Guyanaise a été identifiée comme une filière d'avenir. L'analyse de la diversité du profil ligneux—par une approche ascendante, de l'échelle individuelle à l'échelle interspécifique—a prouvé son efficacité dans la discrimination du degré d'affinité à la lumière. La variation de densité est particulièrement pertinente. Néanmoins, sa pertinence réside dans (1) la combinaison du gradient radial et vertical et (2) la prise en compte du duramen qui modifie parfois, l'amplitude et la direction du gradient ainsi que la forme du profil. L'effet de la duraminisation sur la variation de densité devient alors évocateur du tempérament de l'espèce au même titre que la qualité et/ou la quantité d'extraits chimiques mis en jeu. La pertinence du profil ligneux dans la caractérisation du tempérament écologique est due à son aspect intégrateur de divers processus et propriétés. En regard du changement de l'allocation de croissance (i.e. du tronc vers la couronne) observé chez *Dicorynia guianensis* et de travaux précédents sur la croissance des arbres, un lien potentiel entre la diversité du profil ligneux et la stratégie d'allocation de la croissance pourrait exister.

Study of the ontogenic variability of wood profile in some forest tree species in French Guiana.

Wood is a multifunctional tissue involved in sap conduction, storage of water and reserves as well as mechanical support. Tree during its development experiments various constraints due to its environment and its growing size. In response to these constraints, wood functional performances are adjusted by variations of property values, which are dependent on the xylogenesis product. However, wood properties may be modified by the deposition of chemical extractives during heartwood formation. Thus heartwood properties are the result of xylogenesis, heartwood formation and their interactions. This work gave rise to the term 'wood profile', designating all variations of wood properties at different scales and in an ontogenetic dimension, resulting from both processes described above. The diversity of shade tolerance (heliophilic to sciaphilic) strategies species suggests a diversity of wood profile expressions. The description of these different expressions could be a way to better understand plant strategies. Understanding and characterizing wood profile and variations in heartwood quantity in tree, is an economical issue since the Guyanese timber industry has been identified as a promising sector. The analysis of the diversity of wood profile—using a bottom-up approach, from the individual level to the interspecific level—proves to discriminate shade tolerance strategies efficiently. Wood specific gravity variation is especially relevant. However, its relevance is based on (1) combinations of both radial and vertical variations and (2) integration of heartwood that may impact range and direction of the gradient and shape of the profile as well. Effect of heartwood formation on wood specific gravity variations is suggestive of shade tolerance strategy as well as quality and/or quantity of chemical extractives. Relevant characterization of shade tolerance strategies by wood profile is the result of the integration of diverse processes and properties. To the view of growth allocation shift (from trunk to crown) observed in *Dicorynia guianensis* and of previous studies on tree growth, a potential link between wood profile diversity and growth allocation strategies may exist.